



Diplôme d'Etudes Approfondies

Adaptation des Plantes Cultivées aux contraintes environnementales

2000-2001

Elaboration d'une procédure expérimentale *in situ*
afin d'étudier les stades précoces d'interaction
entre racines endomycorhizées
et nématodes phytoparasites

Par

Hervé Dupré de Boulois

Soutenu le 3 septembre 2001

Remerciements

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'un projet INCO-DC (ERB IC18 CT97-0208) ayant pour titre "Alleviating abiotic and biotic soil constraints by combining arbuscular mycorrhizal fungi with banana and plantain micropropagation systems".

Je remercie vivement Monsieur J.L. Sarah, responsable du service de Nématologie du CIRAD, de m'avoir accueilli. Par son expérience en nématologie, il a su guider ce travail, et ce lors de la rédaction de ce rapport tout particulièrement.

J'adresse mes sincères remerciements à tout le personnel du laboratoire pour leur aide lors de mes travaux expérimentaux.

Je tiens également à saluer les étudiants stagiaires des différents départements du service de protection des cultures.

Je remercie également ma famille pour m'avoir encouragé.

Introduction

L'étude des interactions entre nématodes endoparasites migrants et champignons mycorhiziens à vésicules et arbuscules (MVA) a donné de nombreux résultats, et un certain nombre d'hypothèses sur leurs mécanismes ont été proposées. Dans le processus d'interaction, trois stades peuvent être distingués. Le premier a lieu à l'extérieur de la racine (attraction/répulsion, reconnaissance). Le second à l'interface de la racine (pénétration). Le troisième dans la racine (reproduction, compétition). Les études relevées dans la littérature n'analysent que le bilan final des populations de nématodes. Il n'est donc pas possible de savoir s'il existe une ou plusieurs étapes clefs dans les interactions entre champignon MVA et nématodes endoparasites migrants.

Le but de cette étude est d'étudier la population de nématodes ayant pénétré les racines et de connaître ainsi l'effet conjugué des deux premiers stades d'interaction. Ceci permettra de voir si des phénomènes significatifs interviennent précocement.

Pour pouvoir observer avec précision ces stades précoces, nous avons mis au point une procédure expérimentale permettant de visualiser les nématodes dans les racines et la colonisation mycorhizienne.

Cette procédure expérimentale est basée sur un système "miniaturisé". En effet, les observations étant réalisées *in situ*, nous devons disposer d'un minimum de matériel à explorer. Ainsi, les racines devaient être peu développées.

A cette contrainte d'observation s'affronte la nécessité d'avoir des racines possédant un taux de colonisation mycorhizienne important. Or pour cela, il faut un temps assez conséquent (plusieurs mois). Ce qui signifie que nous aurions des racines très développées. Nous avons donc dû faire un compromis entre ces deux contraintes pour la réalisation de cette procédure.

Dans ce mémoire, nous analyserons les résultats obtenus et évaluerons cette nouvelle procédure.

Tableau 1. Classification de la section Eumusa

Parents	Génomes	Groupes	Sous-Gruppe	Variétés		
<i>Musa acuminata</i> Colla AA	Diploïde	AA		Figue sucré		
		AB		Ney povan		
	Triploloïde	AAA	Gros Michel	Gros michel		
				Giant Cavendish		
				Giant Nain		
				Lacatan		
		Cavendish		Poyo		
				Ibota	Yangambi	
			<i>Musa balbisiana</i> Colla BB	AAB		French plantain
					Plantain	Hauban plantain
	ABB		Bluggoe			
	Tétraploïde	ABBB		Klue Teparod		

Bibliographie

I- Le Bananier

Le bananier (*Musa* spp.) est une monocotylédone herbacée de grande taille appartenant à la famille Musaceae (Cheesman, 1948 ; Champion, 1963 ; Simmonds, 1966 ; Stover & Simmonds, 1987). Cette famille est composée de deux genres, *Ensete* et *Musa*, le second étant divisé en quatre sections : *Australimusa*, *Callimusa*, *Rhodochamys* et *Eumusa* (Cheesman, 1948 ; Simmonds & Shepherd, 1955). Dans la dernière section se trouvent les espèces diploïdes séminifères *M. acuminata* Colla (AA) et *M. balbisiana* Colla (BB), lesquelles sont à l'origine des variétés comestibles (Champion, 1963 ; Horry, 1989) produisant des fruits (parthénocarpiques) consommés aujourd'hui dans le monde entier. La classification des Musaceae a été source de nombreuses interrogations du fait de la grande diversité génétique naturelle et induite par l'homme (Simmonds & Shepherd, 1955 ; Champion, 1963 ; Stover & Simmonds, 1987). Le système de classification actuellement utilisé est basé sur la contribution des deux espèces parentes, *M. acuminata* et *M. balbisiana* (Simmonds & Shepherd, 1955) et le nombre de chromosomes (Stover & Simmonds, 1987). Ainsi, les bananiers peuvent être diploïdes, triploïdes ou tétraploïdes. Le tableau 1 présente la classification de la section *Eumusa*.

I-1. Anatomie et biologie du bananier

Le bananier est une plante pérenne herbacée de grande taille pouvant atteindre les 2 à 8 mètres de haut.

Un bananier à l'âge adulte consiste en : (i) un corme avec des racines et des rejets, (ii) un pseudo-tronc avec des feuilles et (iii) un régime avec des fruits.

Le corme est la partie souterraine de la plante et est la tige vraie. Le corme émet de nombreuses racines cylindriques et des ramifications latérales appelées rejets. Ces rejets assurent la pérennité de la plante par voie végétative (Champion, 1963).

La distribution spatiale de l'appareil racinaire du bananier est relativement superficielle (jusqu'à 50cm de profondeur). Le diamètre des racines varie de 5 à 10mm (Lassoudière, 1978) et leur longueur peut atteindre 10m.

Les feuilles présentent une partie basale bien développée appelée gaine foliaire. L'ensemble des gaines foliaires, imbriquées les unes aux autres, forme le pseudo-tronc (Lassoudière, 1978).

L'inflorescence apparaît au milieu du bouquet foliaire. La hampe florale se courbe ensuite vers le sol, les bractées s'ouvrent, tombent ensuite et découvrent alors les fleurs femelles groupées en mains. Les fruits (appelés également doigts) se forment à partir des ovaires non fécondés (parthénocarpie). L'ensemble des mains forme le régime. La récolte des régimes encore verts marque le terme de l'existence du bananier. C'est un rejet qui croît alors à son tour pour assurer un nouveau cycle de production.

I-2. Importance économique et sociale

L'importance économique et sociale de cette culture est très grande. En effet, la production de bananes est la plus importante au monde après celle du riz, du blé et du maïs (CGIAR, 1992, 1993). L'aire de production (10 millions d'hectares dans 120 pays) s'étend principalement sur toute la zone tropicale (CGIAR, 1992, 1993 ; Jones, 2000).

Sur les 88 millions de tonnes produits chaque année dans le monde, la part de la production destinée à l'exportation ne représente que 10% et se concentre pour 64% en

Amérique Centrale et Latine (Lescot, 1999). Cette production est industrielle et fournit uniquement des bananes sucrées, consommées crues, appartenant essentiellement au sous-groupe Cavendish (Lescot, 1999). Elle est menée de façon intensive ou semi-intensive dans des plantations de tailles importantes où la monoculture de type agro-industriel fait appel à de nombreux intrants pesticides. Les 90% restants concernent des structures de type traditionnel. Pratiquée par de petits producteurs ou à l'échelle familiale, cette production, destinée à une consommation locale, est réalisée sur de petites parcelles, souvent en cultures associées. Cette production, consommée cuite ou sous forme de boissons alcoolisées, constitue une base alimentaire de première importance atteignant dans certaines zones (Iles de Nouvelle-Guinée, régions des Grands Lacs dans l'est de l'Afrique) une consommation de 200-250 kg. an⁻¹. habitant⁻¹ (FAO, 1993 ; Jones, 2000). Celle-ci peut même devancer dans certains cas le riz (FAO, 1993).

I-3. Pathologie du bananier

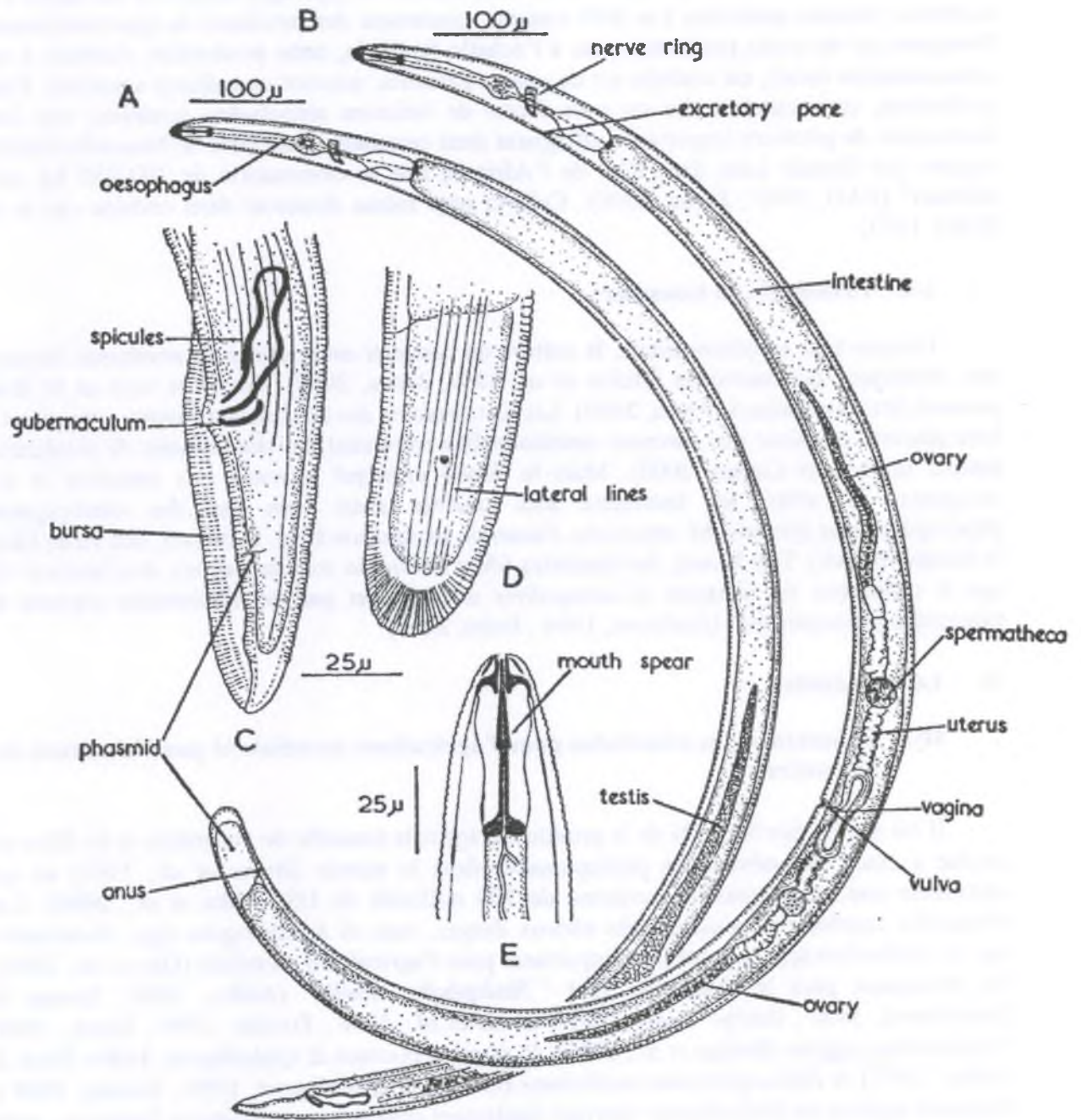
Comme tout agroécosystème, la culture du bananier est soumise de nombreux facteurs tant abiotiques que biotiques (Baker *et al.* 1997, Jones, 2000). Ainsi, le vent et le froid peuvent être dévastateurs (Jones, 2000). Les forts besoins des bananiers en azote, potassium et bore peuvent entraîner des carences nutritionnelles entraînant des diminutions de production parfois importante (Jones, 2000). Mais le risque principal provient des maladies et des ravageurs. En effet, les bananiers sont touchés aussi bien par des champignons (*Mycosphaerella fijiensis*, *M. musicola*, *Fusarium oxysporum* f. sp. cubense), des virus (dont le Banana Bunchy Top Virus), des bactéries (dont *Ralstonia solanacearum*), des insectes tels que le charançon du bananier (*Cosmopolites sordidus*) et par de nombreuses espèces de nématodes phytoparasites (Ambrose, 1984 ; Jones, 2000).

II- Les nématodes

II-1. Importance des nématodes pour l'agriculture mondiale et pour la culture des bananiers

Il est estimé que 5 à 12% de la production agricole annuelle de nourriture et de fibre est perdue à cause des nématodes phytoparasites dans le monde (Baker *et al.*, 1997) ce qui représente une perte annuelle moyenne de 100 milliards de US\$ (Oka *et al.*, 2000). Les nématodes représentent ainsi un très sérieux danger, mais si *Meloidogyne* spp., *Heterodera* spp. et *Globodera* spp. sont les plus importants pour l'agriculture mondiale (Oka *et al.*, 2000), les principaux pour les bananiers sont : *Radopholus similis* (Adiko, 1988 ; Gowen & Quénéhervé, 1990 ; Bridge *et al.*, 1995 ; Sarah *et al.*, 1996 ; Davide, 1996 ; Sarah, 1989) *Pratylenchus coffeae* (Bridge *et al.*, 1997), *P. goodeyi* (Gowen & Quénéhervé, 1990 ; Price & Bridge, 1995) et *Helicotylenchus multicinctus* (Gowen & Quénéhervé, 1990 ; Gowen, 2000). Plusieurs espèces de *Meloidogyne* peuvent également devenir une importante limitation, mais cela seulement dans des productions situées dans des conditions subtropicales sèches (Gowen & Quénéhervé, 1990, Jaizme-Vega *et al.*, 1997). Les dommages racinaires, occasionnés par les nématodes et les agents pathogènes secondaires accompagnant ces nématodes, constituent la plus importante source de baisse de production (Sarah, 1989 ; Gowen et Quénéhervé, 1990).

Figure 1. Morphologie générale des nématodes phytoparasites. (A) mâle, (B) femelle, (C) queue du mâle, (D) queue de la femelle, (E) tête. D'après Wallace, 1963.



Ainsi, Jones & Milne (1982) et Sarah (1989) ont observé des pertes de rendement de 75% en Afrique du Sud et en Côte d'Ivoire, dans des plantations commerciales. Dans les structures de production locales, les pertes sont plus difficiles à estimer (Sarah, 1999). Néanmoins, au Cameroun Melin *et al.* (1976) les ont estimées inférieures à 20%, Caveness & Badra (1980) à 50% au Nigeria et Gowen & Quénéhervé (1990) à 75% à Puerto Rico et 60% à la Jamaïque.

II-2. Caractéristiques générales des nématodes phytoparasites

La morphologie générale des nématodes phytoparasites est présentée sur la figure 1. Ce sont des vers en fuseau allongé dont la longueur varie de 0.3mm à 5mm (Taylor, 1968). Ils vivent pour la majorité dans le sol où ils attaquent les racines des plantes (Wallace, 1963).

Les nématodes phytoparasites peuvent être distingués suivant leur mode de parasitisme et leur mobilité (Stirling, 1991). Ainsi, on trouve des nématodes sédentaires endoparasites (dont *Meloidogyne*), des sédentaires semi-endoparasites (dont *Tylenchulus* et *Rotylenchulus*), des migrateurs endoparasites (dont *Radopholus* et *Pratylenchus*) des ectoparasites et des certaines espèces de nématodes parasitant les parties aériennes des plantes (Wallace, 1963 ; Stirling, 1991).

Le cycle de vie des nématodes phytoparasites est en général très simple. Il comprend, dans le cas général, cinq stades dont les quatre premiers (stades juvéniles) se terminent par une mue (Taylor, 1968). Sa durée est variable et dépend de nombreux facteurs dont la température (Taylor, 1968). La reproduction est principalement sexuée mais peut être partiellement parthénogénétique, voire exclusivement selon les espèces (Wallace, 1963).

II-3. Symptomatologie des infestations de nématodes sur bananiers

Les dommages occasionnés, par les nématodes phytoparasites attaquant les bananiers, se traduisent par la destruction des racines. Celle-ci réduit la nutrition minérale et hydrique (Gowen & Quénéhervé, 1990). De cela résulte une réduction de la croissance et du développement de la plante qui a pour conséquence la baisse du poids des régimes et un allongement de la période entre deux récoltes successives (Gowen, 1975 ; Gowen & Quénéhervé, 1990 ; Stanton, 1994). En outre, la fragilisation du système racinaire entraîne une réduction de l'ancrage des bananiers dans le sol, ceci pouvant provoquer le déracinement des bananiers (toppling disease), et ce particulièrement lors de vents violents (Gowen, 1995). En outre, les infestations de nématodes et en particulier de nématodes endoparasites migrateurs tels que *R. similis* sont accompagnées de parasites (ou pathogènes) secondaires. Ils sont constitués de champignons et de bactéries (Laville, 1964 ; Pinochet & Stover, 1980 ; Blake, 1963 ; Stover, 1966 ; Loridat & Ganry, 1991). L'infestation secondaire provoque des nécroses pouvant s'étendre jusqu'au cylindre central (Blake, 1963 ; Laville, 1964 ; Stover, 1966 ; Pinochet & Stover, 1980), et amplifie, par voie de fait, les dommages produits par les nématodes. Les dommages se limitent pour les nématodes au parenchyme cortical (Blake, 1961, 1966).

III- *Radopholus similis* (ou burrowing nematode)

Radopholus similis est un parasite primaire qui a été observé pour la première fois sur racines de bananier à fruits sucrés provenant des Iles Fidji (Cobb, 1893), mais il est possible que le genre soit originaire d'Australie ou de Nouvelle Zélande (Sher, 1968 ; Luc, 1987, Bridge *et al.*, 1997).

Il est considéré comme étant le nématode le plus dévastateur et le plus répandu des

bananiers (Adiko, 1988 ; Sarah, 1989 ; Gowen & Quénéhervé, 1990 ; Bridge *et al.*, 1995). Les dommages qu'il occasionne concernent surtout les plantations de type industriel (Sarah *et al.*, 1996), mais il attaque également une large gamme de Musaceae (Taylor & Loegering, 1953 ; Luc & Vilardebo, 1961 ; Wehunt *et al.*, 1978 ; Davide & Marasigan, 1985). Il est actuellement présent dans toutes les régions productrices de bananes (Gowen & Quénéhervé, 1990), à l'exception des latitudes extrêmes (Roman, 1986) dont la province du Cap (Sarah, 1989) et dans les zones d'altitude de l'Afrique de l'Est (Bridge, 1988). Cette répartition cosmopolite est due principalement au transfert de matériel végétal infesté (Gowen & Quénéhervé, 1990 ; Sarah *et al.*, 1996).

III-1. Caractéristiques générales

Radopholus similis est un endoparasite migrateur qui exhibe un dimorphisme sexuel très marqué (Orton Williams & Siddiqi, 1973 ; Sher, 1968 ; Ayoud, 1980 ; De Waele *et al.*, 1994) se caractérisant surtout par un stylet atrophié chez le mâle (Ayoud, 1968). Cet aspect anatomique du mâle laisse supposer que seules les femelles et les juvéniles possèdent une capacité parasitaire (Sarah *et al.*, 1996). Ainsi, il est généralement admis que seules les femelles et les juvéniles peuvent pénétrer les racines de bananiers (Gowen & Quénéhervé, 1990). Il s'agit d'un endoparasite qui réalise ainsi l'ensemble de son cycle biologique en 20-25 jours à l'intérieur des racines (Sarah *et al.*, 1996). Il est également qualifié de "migrateur" car il conserve sa mobilité après avoir pénétré à l'intérieur des racines et peut les quitter en cas de conditions adverses ou pour trouver une nouvelle source de nourriture (Valette, 1997).

III-2. Infestation et symptomatologie

Des observations ont montrées que *R. similis* pénètre préférentiellement les racines au niveau des apex racinaires (Blake, 1961, 1966 ; Valette, 1996). Néanmoins, il peut envahir toute la longueur des racines ainsi que le corme dans ses parties corticales (Loos & Loos, 1960). Après avoir pénétré dans les racines, *R. similis* progresse dans le parenchyme cortical de manière inter- et intracellulaire (Valette, 1996) en se nourrissant du contenu des cellules qu'il rencontre (Gowen & Quénéhervé, 1990). Lors de ces déplacements, la destruction des parois cellulaires et de la lamelle moyenne entraîne la formation de larges tunnels (ou cavités) qui deviennent coalescents (Blake, 1961, 1966 ; Valette, 1996 ; Speijer & DeWaele, 1997). Des lésions sont alors visibles du fait des nécroses se développant autour du parcours des nématodes (Blake, 1966 ; Speijer & De Waele, 1997). Ces lésions sont d'autant plus marquées que la répartition des nématodes sur les racines se présente sous la forme de foyers infectieux (Valette, 1996).

Les symptômes d'une infection par *R. similis* sont de différents types et varient en fonction de différents facteurs interagissant entre-eux. Ceux-ci sont le pouvoir pathogène spécifique des populations de nématodes, le cultivar (somaclone) ou encore, les agents pathogènes secondaires et le pédo-climat (Sarah, 1999). En effet, des études ont montré que des populations de *R. similis* de différentes régions du monde possèdent une très grande variabilité de pathogénicité spécifique (Pinochet, 1979 ; Fallas *et al.*, 1995 ; Hahn *et al.*, 1996). Le terme de pathogénicité spécifique est utilisé ici pour décrire la capacité d'une population à causer des dommages à un hôte (Shaner *et al.*, 1992). Cette capacité est définie par comme étant la résultante de deux paramètres indépendants : l'agressivité (taux de reproduction) et la virulence (capacité à induire des dommages sur un hôte). D'après les résultats obtenus par Fallas & Sarah (1995) et Fallas *et al.* (1995) cette pathogénicité spécifique semble fortement liée au taux de reproduction.

Le cultivar (somaclone) a également une très large importance. En effet, la réponse de différents cultivars à une même population de *Radopholus similis* peuvent être très différentes

et peuvent même révéler des résistances (Wehunt *et al.*, 1978 ; Sarah *et al.*, 1992 ; Price, 1994, Stoffelen, 2000).

IV- Moyens de lutte (éradications, tolérances ou résistances recherchées)

En raison de leur extrême résistance, de leur grande variabilité physiologique et de leur vie souterraine, il est très difficile de combattre les nématodes phytoparasites (Cayrol *et al.*, 1992) . Afin de réduire ou d'éliminer les nématodes, et en outre *R. similis*, différents moyens de luttas ont été envisagés.

IV-1. La lutte chimique

La lutte chimique qui repose sur l'utilisation de produits nématicides est la plus employée (Gowen & Quénéhervé, 1990 ; Sarah, 2000), car elle est efficace et facile à mettre en place (Sarah, 1995). Elle consiste, avant la plantation, à assainir le sol grâce à des fumigants et à assainir le matériel végétal en l'induisant d'une boue nématicide (pralinage) (Vilardebo & Robin, 1969). En cours de culture des nématicides sont employés à dates régulières deux à trois fois par an (Quénéhervé *et al.*, 1991). Ils appartiennent aux familles des carbamates et des organophosphorés et leur application peut atteindre 10 – 15 kg.ha⁻¹.an⁻¹ (Sarah, pers. comm.). Leur utilisation est très aisée et permet de maintenir les populations de nématodes à un niveau bas.

Pourtant, la pollution, le coût et la toxicité de ces produits contraignent leur utilisation. Le dibromochloropropane, le dibromure d'éthylène, et bientôt le bromure de méthyle du fait de leurs effets délétères possibles sur l'homme et l'environnement sont remplacés progressivement (Anon., 1997) ou déconseillés (Sarah, 2000). En effet, ayant des spectres d'action larges, ils perturbent les équilibres écologiques des milieux traités et leur accumulation dans les sols, les nappes phréatiques et les tissus végétaux représente un danger pour la santé animale et humaine (Cayrol *et al.*, 1992). De nouveaux produits sont entrés sur le marché, mais les mêmes questions sur leur toxicité sont soulevées. D'ailleurs, des études récentes montrent le bien fondé des craintes que l'on peut formuler (Xaki *et al.*, 1982 ; Oka *et al.*, 2000). De plus, ces produits sont relativement chers, et si les productions industrielles préfèrent les utiliser plutôt que d'employer d'autres techniques de lutte, pour les productions de type traditionnel cela est impossible. En effet, l'emploi de ces produits fait intervenir une formation nécessaire du personnel. De plus le coût élevé entraîne un rapport délicat entre les gains qu'ils apportent et leur prix.

IV-2. Méthodes alternatives de lutte

Du fait de l'efficacité de la lutte chimique, les autres moyens de lutte contre les nématodes ont été pendant longtemps négligés (Gowen & Quénéhervé, 1990). Mais leur intérêt pour une gestion intégrée des nématodes est apparu récemment (Gowen & Quénéhervé, 1990). Ces moyens de lutte peuvent être distingués chronologiquement en deux étapes, la première ayant lieu avant la plantation, et la seconde en cours de culture (Sarah, 1999).

IV-2.1. Avant la plantation

Avant plantation, il est en effet possible de réaliser un assainissement des sols et du matériel végétal. Cette action, préventive, met en œuvre différents moyens dont la jachère, la rotation culturale, l'inondation et la solarisation des sols.

La jachère nue est une méthode efficace pour assainir les sols des espèces de nématode fortement dépendantes de leurs hôtes (Sarah, 1995). Ainsi, Sarah *et al.* (1983) ont montré qu'une année de jachère nue amenait *R. similis* à un niveau indécélable à l'analyse. Néanmoins, cette technique n'est peu utilisée du fait des risques d'érosion et de la baisse de fertilité des sols. En outre, elle ne peut être envisagée que dans de grande production de type industriel à cause des importantes surfaces nécessaires pour la réaliser.

Les rotations culturales peuvent permettre un bon assainissement des sols bien qu'elles présentent des risques d'échappement ou de substitutions d'espèces (Sarah, 1995). Cependant, Ternisien & Melin (1989) ont montré que certaines graminées (en particulier le Sorgho) présentant un intérêt économique (forts rendements et possibilités d'exportation), permettent d'améliorer la fertilité et d'assurer une bonne capacité d'assainissement. De plus, l'efficacité de la rotation culturale peut être accrue en utilisant des plantes antagonistes ayant une "action toxique" envers les nématodes (Sarah, 1995). Ce type de rotation est qualifié d'actif par contraste avec les rotations utilisant simplement des plantes non-hôtes (Rodriguez-Kabana, 1992).

L'inondation et la solarisation sont deux méthodes permettant un très bon assainissement des sols. L'inondation consiste doit être maintenue pendant plusieurs 6-7 semaines (Sarah *et al.*, 1983). Les raisons de l'efficacité de cette méthode réside en l'asphyxie et l'inanition des nématodes (Sarah *et al.*, 1983) même s'il semble que l'intoxication des nématodes par des composés produits par des bactéries sulfato-réductrices est envisageable (Fortuner & Jacq, 1976). Néanmoins, cette technique nécessite des champs plats ou à très faibles pentes et qui doivent être en outre proche d'une source d'eau importante. De plus, l'énergie et le matériel nécessaires pour pomper l'eau représente une source de pollution un coût important. La solarisation est une technique qui utilise l'échauffement du sol par le soleil pour assainir les sols (Katan, 1981). Elle consiste à recouvrir le sol humidifié d'une bâche plastique transparente. La chaleur humide générée grâce au soleil permet de tuer les nématodes. Néanmoins, cette technique n'est efficace que sur de faibles profondeurs (20-30 cm) et n'est donc pas très intéressante pour le bananier qui développe une partie de son système racinaire au-delà de cette profondeur (Price, 1994 ; Sarah, 1995). En outre, les nématodes tels que *R. similis* peuvent réaliser des déplacements importants dans les sols. Enfin, le coût de cette technique est important et sa gestion difficile à entreprendre. Ainsi, la solarisation ne n'est que peu utilisée du fait de ses contraintes aussi bien économiques que pratiques (Sarah, 1995 ; Sarah, 2000).

Avoir un matériel végétal sain est une priorité pour la lutte contre les nématodes. Pour exemple, la dissémination de *R. similis* est principalement due à l'implantation de rejets infectés. Ainsi, différents moyens sont mis en place dont la thérapie, l'utilisation de bananiers issus de la micropropagation végétative *in vitro* et le développement somaclones résistants par le criblage des résistances naturelles et par l'ingénierie génétique.

La thérapie consiste à tremper le rejet ou le semencé dans une eau maintenue à 50-55°C pendant un laps de temps dépendant de la taille et du diamètre des rejets et des semencés (Blake, 1961 ; Stover, 1972 ; Gowen & Quénéhervé, 1990). Cette technique malgré sa simplicité nécessite une grande vigilance, car si l'eau n'est pas assez chaude, elle est inefficace ; et si l'eau est trop chaude, elle entraîne des dommages irréversibles pour le matériel végétal (Sarah, 1989 ; Gowen & Quénéhervé, 1990 ; Sarah, 1995). Un parage (retrait des parties nécrosées) préalable des rejets peut être également envisagé si des nécroses sont visibles (Gowen & Quénéhervé, 1990). Néanmoins, il est possible que des tissus sains d'apparence puissent contenir des nématodes. De même, le parage ne permet pas d'éliminer tous les nématodes présents.

La méthode la plus fiable pour obtenir un matériel végétal sain est l'utilisation de bananiers issus de la micropropagation végétative *in vitro* (Sarah, 2000). Ceux-ci sont

d'ailleurs l'une des sources les plus importantes de matériel végétal dans de nombreuses productions (Swennen, pers. comm.) et comme le suggère Sarah (2000) devrait être l'unique source de matériel végétale autorisée dans les sols vierges de nématodes. Néanmoins, cette méthode nécessite de grandes qualités de gestion des fermes d'acclimatation (Sarah, 2000).

Enfin, une dernière méthode pour avoir un matériel sain et qui ne souffrira pas de la présence de nématodes est le développement somaclones résistants réalisé d'une part par le criblage des résistances naturelles présentes et d'autre part par l'ingénierie génétique comme cela a été réalisé pour d'autres cultures (De Waele, 1996 ; Stoffelen, 2000). Néanmoins, et malgré de premiers résultats encourageant (Wehunt *et al.*, 1978 ; Sarah *et al.*, 1992 ; Price, 1994), aucun somaclone n'a pu encore être utilisé (Swennen, pers. comm.).

IV-2.2. En cours de culture

La seconde étape de contrôle des nématodes a lieu au moment de la culture. En effet, suivant l'efficacité des méthodes préventives utilisées, les nématodes peuvent au bout d'un à trois ans causer, à nouveau, des dommages significatifs aux cultures (Sarah *et al.*, 1983 ; Sarah, 1989 ; Mateille *et al.*, 1992). Pour éviter les pertes les pseudo-troncs, ils peuvent être maintenus grâce à des étais (Sarah, 2000), mais si cette méthode est efficace pour empêcher la verse, elle est sans effet sur les autres dommages. Il est également conseillé d'améliorer la fertilité des sols, ce qui permet aux bananiers d'augmenter leur tolérance face aux attaques des nématodes (Sarah, 1995). Cette amélioration consiste en différentes actions telles que le drainage, la fertilisation, l'incorporation de matière organique (Pinochet, 1986). La matière organique permet, outre le fait de fournir des nutriments, de participer au développement de la micro-flore et -faune des sols qui est constituée en outre d'antagonistes naturels des nématodes (Sarah, 2000). En outre, il semblerait que la matière organique puisse avoir une action directe sur les nématodes lors de sa dégradation (Sarah, 2000). En effet, des composés toxiques peuvent être produits ou libérés. Par exemple, Spiegel *et al.* (1989), Rodriguez-Kabana *et al.* (1987) et Mian *et al.* (1982) ont noté l'effet nématicide de certains amendements organiques. De plus, des nématicides (huiles essentielles) ont été trouvés chez certaines plantes et peuvent être incorporées comme amendement lors de rotations (Oka *et al.*, 2000). Des amendements inorganiques ont également une certaine efficacité contre les nématodes. Ainsi, celui ayant démontré le plus fort effet nématicide est l'ammonium (Walker, 1971). Son application semble néanmoins problématique pour de petits fermiers, mais il pourrait certainement être utile pour dans le cas de grandes plantations. En outre, en sus de son pouvoir nématicide, l'ammoniac est un fongicide connu et les besoins en azote des bananiers sont importants (Lahav, 1995).

IV-3. La lutte biologique

Les nématodes ayant des ennemis naturels (champignons, bactéries, protozoaires, insectes, mites et nématodes prédateurs), leur possible utilisation, et leur développement semble envisageable (Stirling, 1991). Ainsi, de nombreuses études se sont révélées très intéressantes même si l'application pratique d'agents biologiques n'a pas encore abouti du fait de nombreuses contraintes (Delvaux *et al.*, 1999 ; Sarah, 2000).

Ainsi, des essais ont montré que des champignons antagonistes des nématodes (*Arthrobotrys*, *Dactyllela*, *Dactylaria* et autres 'nematode-trapping fungi') pouvaient réduire les infestations de nématodes (Sarah, 2000). Néanmoins, ces champignons ne sont pas utilisés à cause des conditions particulières requises pour qu'ils soient efficaces, et pour les produire en grandes quantités (Cayrol *et al.*, 1992 ; Davide, 1994).

D'autres champignons ont la particularité de produire des toxines nématicides. Celles-ci

ont donné lieu à de nombreuses études dont la plus significative est celle de Ciancio (1995) qui conclut que l'utilisation de mycotoxines, comme nématicide naturel, ne peut pas être recommandée à cause de difficultés techniques diverses, du coût de production et de la possible rapidité de leur disparition dans les sols.

Des bactéries ont également été testées et certaines ont montré une activité nématocides, inhibante ou parasitiques (Oka *et al.*, 1993 ; Aalten *et al.*, 1998 ; Grewal *et al.*, 1999 ; Oka *et al.*, 2000) mais leur utilisation n'est pas pour l'instant développée malgré des résultats encourageants (Oka *et al.*, 2000) et du fait de la relation hautement spécifique entre la souche de bactérie, l'espèce de nématode et le biotype (Sayre *et al.*, 1991 ; Cayrol *et al.*, 1993).

Les mycorhizes se sont révélées avoir un effet "bénéfique" sur de nombreuses plantes soumises à différentes espèces de nématodes (Hussey & Roncadori, 1982 ; Smith, 1987). Ainsi, un certain nombre d'études sur les bananiers, dont celles d'Umesh *et al.* (1988), Pinochet *et al.* (1996) et de Jaizme-Vega *et al.* (1997) tendent à prouver que les champignons mycorhiziens à vésicules et arbuscules (MVA) peuvent jouer un rôle dans le contrôle des nématodes. L'utilisation de champignons mycorhiziens dans le cadre d'une lutte intégrée contre les nématodes phytoparasites est envisagée (Delvaux *et al.*, 1999) et semble prometteuse du fait de leur possible production de masse (Declerck *et al.*, 1996 a, b).

V- Les mycorhizes

Les deux plus importantes classes de champignons mycorhiziens (Harley & Smith, 1983) sont les ecto- et les endo- à vésicules et arbuscules. Les champignons mycorhiziens à vésicules et arbuscules (MVA) ont particulièrement retenu l'attention des chercheurs du fait de leur capacité à augmenter la croissance des plantes hôtes, leur large gamme d'hôte et leurs interactions avec d'autres organismes bénéfiques présents dans les sols (Schlicht, 1889 ; Janse, 1896, 1897 ; Jones, 1924 ; Peyronel, 1924).

Les mycorhizes sont la symbiose la plus courante et la plus répandue dans le règne végétal. En effet, il est considéré que 80% des espèces sont mycorhizées naturellement, et la mycorhization semble être non-spécifique dans la plupart des cas (Gerdeman, 1968). L'importance des associations mycorhiziennes pour l'agriculture a été largement reconnue (Bethlenfalvay & Linderman, 1992 ; Strullu, 1991). En effet, les effets bénéfiques sur la nutrition minérale et hydrique des plantes mycorhizées ont été depuis longtemps démontrés (Bethlenfalvay & Linderman, 1992). En outre, les mycorhizes procurent aux plantes une protection contre de nombreux stress biotiques et abiotiques (Hussey & Rancadori, 1982 ; Sylvia, 1989 ; Kothari *et al.*, 1990 ; Charest *et al.*, 1993). Un autre intérêt des mycorhizes est de pouvoir réduire les pertes de plantes micro-propagées, de leur assurer un développement normal et de réduire leur phase d'acclimatation (Nemec, 1986 ; Jaizme-Vega *et al.*, 1997). En outre la mycorhization lors de la micropropagation semble permettre d'augmenter les résistances naturelles des plantes vis-à-vis des nématodes et d'autres agents pathogènes (Jaizme-Vega, 1999). Ainsi, Gianinazzi *et al.* (1990) et Lovato *et al.* (1995, 1996) ont envisagé une inoculation mycorhizienne systématique des plantes micropropagées et ce le plus tôt possible dans la procédure de micropropagation. Cette inoculation peut avoir lieu à chaque étape du développement des plantes micropropagées (3 d'après Vestberge & Estaun, 1994). Mais s'il est possible de la réaliser *in vitro* (première étape de micropropagation) comme l'ont démontré Axon-Aguilar & Barea (1995), elle semble plus facile à mettre en place et plus prometteuse lors du transfert des plants dans un substrat stérile au moment de l'une ou de l'autre des deux étapes d'acclimatation (Ravolanirina *et al.* 1989 ; Schubert *et al.*, 1990 ; Vestberge & Estaun, 1994).

VI- Hypothèses sur les mécanismes d'interaction entre mycorhizes à vésicules et arbuscules et nématodes endoparasites migrateurs

La façon dont les champignons MVA et les nématodes interagissent n'est pas claire (Stirling, 1991). Les hypothèses formulées jusqu'à présent vont dans le sens d'une plus grande tolérance des plantes vis-à-vis des nématodes grâce à une meilleure nutrition hydrique et minérale (Hussey & Roncadori, 1982 ; Umesh, *et al.*, 1988 ; Smith, 1987). D'autres hypothèses s'orientent vers le fait que les mycorhizes pourraient avoir un effet sur la reproduction des nématodes ou leur développement (Smith, 1987 ; Pinochet *et al.*, 1997). Hussey & Roncadori (1982) ont suggéré que les mycorhizes et les nématodes pourraient entrer en compétition trophique ou pour l'espace ou encore, que la mycorhization entraînerait des changements physiologique qui rendraient les racines une source de nourriture non-favorable. Il est également probable que l'accroissement du nombre de racines provoqué par la mycorhization puisse permettre à la plante de tolérer plus facilement les attaques de nématodes (Berta *et al.*, 1990 ; Garcia Perez & Jaizme-Vega, 1997). Ces hypothèses se concentrent donc sur les interactions se déroulant à l'intérieur des racines. Néanmoins, il a été aussi supposé que la mycorhization pourrait réduire l'attraction des nématodes par des changements dans l'exsudation des racines ou l'émission de substances nématocides (Hussey & Roncadori, 1982 ; Smith, 1987). A notre connaissance, il n'a pas été proposé d'hypothèses concernant un effet sur la pénétration des nématodes dans les racines.

Matériel et Méthodes

I. Le matériel biologique.

I-1. Le matériel végétal

Les bananiers utilisés sont issus de la micropropagation végétative *in vitro*. Fournis par la société Vitropic[®], ils sont indemnes de toute infection par des nématodes ou autres agents pathogènes. Le cultivar choisi, Poyo cv. 902, est sensible aux nématodes du genre *Radopholus* (Blavignac, 1989 ; Sabatini, 1991 ; Sarah *et al.*, 1992). Ce cultivar appartient à une variété triploïde *acuminata* (*Musa* spp. (AAA)), du sous-groupe Cavendish.

A la livraison, les bananiers (100 unités) se trouvent dans une boîte (16x16x6cm) contenant 100ml de milieu de croissance (MS rooting, Murashige et Skoog, 1962). Au moment du sevrage, la taille moyenne des plants est de 6cm, et leur poids varie entre 0,5 et 2g. Les bananiers trop chétifs (taille inférieure à 4cm) sont éliminés.

I-2. Les souches de champignons mycorhiziens

La première souche, *Glomus proliferum*, provient du laboratoire de microbiologie (MBLA) de l'Université Catholique de Louvain-la-Neuve (Belgique). La seconde souche est également une glomale (*Glomus* sp.) fournie par la société Biorize[®]. Ces deux souches ont été obtenues par le prélèvement d'une spore et multipliées sur milieu gélosé stérile en présence de racines transformées de carotte (RiT-DNA transformed carrot root) suivant la méthode développée par Declerck *et al.* (1996a).

I-3. Les nématodes

Les populations de *Radopholus similis* utilisés (Cobb, 1893) Thorne 1949 sont originaires d'Ouganda (UGA) et de Côte d'Ivoire (CIV). Elles possèdent une forte agressivité (Fallas *et al.*, 1995 ; Hahn *et al.*, 1995).

Ces populations ont été maintenues monoxéniquement après stérilisation de surface (HgCl₂ et sulfate de streptomycine) sur des rondelles de carotte d'après une technique développée par O'Bannon & Taylor (1968).

Le dispositif de culture consiste en des rondelles de carotte placées en colonne transversalement à mi-hauteur dans un flacon contenant 5ml d'un milieu gélosé (1% d'agar) maintenus en conditions stériles où l'on place quelques centaines de nématodes. Le milieu permet de maintenir une hygrométrie relativement forte, et les rondelles de carotte sont placées de telle sorte qu'elles ne soient pas en contact avec le milieu afin d'éviter le pourrissement.

Quatre à cinq semaines après la mise en culture, les nématodes sont récupérés sur les parois des flacons par rinçage avec de l'eau stérile. Il est également possible de récupérer les nématodes en utilisant une technique de macération-flottaison inspirée des travaux de Coolen et D'Herbe (1972) et de Hooper (1990). Le volume de la suspension recueilli est calibré en fonction de la concentration d'inoculum désiré (seuls les nématodes vivants sont comptabilisés). La détermination du nombre de nématodes est réalisée par trois comptages successifs après chaque dilution ou concentration sous microscope (x40). L'inoculum est constitué par tous les stades juvéniles (15%), les mâles (10%) et les femelles (75%). Cette inoculum sert à réaliser les repiquages sur d'autres flacons et pour les inoculations des essais mis en place.

Tableau 2. Dispositif expérimental mis en place pour étudier l'effet de la mycorhization sur les deux premiers stades d'interaction. UGA et CIV correspondent aux populations de *Radopholus similis* provenant d'Ouganda et de Côte d'Ivoire, respectivement..

Essai	Souche de champignon mycorhizien		Population de nématodes		Durée entre la mycorizienne et l'utilisation des racines		Type de comparaison		Durée de l'interaction (en heures)		
	<i>Glomus proliferum</i>	<i>Glomus</i> sp.	UGA	CIV	1 mois	2 mois	Myo/Tem	Myo/Ø et Tem/Ø	12	24	48
1	X ¹		X		X		X	X		X	X
2		X		X	X		X		X	X	X
3	X		X			X	X		X	X	

¹ La croix signifie ce qui a été réalisé.

II- Dispositif et procédures expérimentales

II-1. Dispositif expérimental mis en place

Le dispositif expérimental est détaillé dans le tableau 2.

II-2. Procédure expérimentale

Cette procédure expérimentale est inspirée des travaux de Kaplan & Davis (1991).

II-2.1. Transfert des bananiers pour la première phase d'acclimatation

Au moment du transfert des conditions *in vitro* à la première phase d'acclimatation (Vestberge & Estaun, 1994), la taille moyenne des bananiers est de 6cm, et leur poids varie entre 0,5 et 2g. Les bananiers trop chétifs (taille inférieure à 4cm) sont éliminés.

Les bananiers sont plantés dans des pots dits "muguets" (215ml, 7cm de diamètre au col, et 10cm de haut) dans le substrat d'acclimatation mycorhizé ou non-mycorhizé. Avant de planter les bananiers, les racines sont coupées au niveau du corme et les premières feuilles sont éliminées. Une fois plantés (base du corme à environ 1cm de profondeur), les bananiers sont arrosés avec de l'eau distillée jusqu'à percolation. Les bananiers sont ensuite placés sous des mini-serres plastiques pendant 5 à 7 jours et brumisés tous les jours (afin de maintenir une forte hygrométrie). Les arrosages ultérieurs sont effectués suivant les besoins.

Un mois après cette première phase d'acclimatation en pots, des bananiers et leur substrat sont transférés dans des tubes plastiques (2l, 8cm de diamètre, 40cm de haut) contenant le même substrat d'acclimatation. Après le transfert, l'arrosage est effectué jusqu'à percolation. Les arrosages suivants sont réalisés au goutte à goutte 8 heures par jour pendant la phase d'éclairage (environ 150ml par jour et par tube).

Pendant les deux phases d'acclimatation les bananiers sont placés dans une chambre de culture climatisée ayant les caractéristiques suivantes : température, $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$; humidité relative, $75\% \pm 5\%$; photopériode, 12/12h et luminosité, 6000 lux à 0.6m de l'éclairage (néons reproduisant le spectre du soleil).

II-2.2. Mycorhization des bananiers

La mycorhization des bananiers est réalisée au moment du transfert dans les pots muguets. La technique de mycorhization consiste à mélanger l'inoculum mycorhizien (racines mycorhizées et spores) avec le substrat d'acclimatation (7/8 de terreau et 1/8 de sable de Biot). Le contrôle des inoculum a donné pour *Glomus proliferum* et *Glomus* sp. un HC%=100% (cf. III-2.2. Estimation de la colonisation mycorhizienne).

II-2.3. Sélection des racines

Au bout de 1 mois pour les bananiers en pot, ou de deux pour les bananiers en tube, les racines primaires sont prélevées puis nettoyées à l'aide d'un jet d'eau à faible pression afin d'éliminer toutes les particules pouvant adhérer aux racines. Elles sont alors coupées à 7cm derrière la coiffe. Les racines sélectionnées sont donc excisées et possèdent toutes un méristème apical.

II-2.4. Organisation des racines dans les boîtes de Petri

Les racines testées (Myc et Tem) sont placées dans des boîtes de Petri (9 cm de diamètre) de part et d'autre du diamètre pour les comparaisons directes (Myc/Tem) ou seulement une est placée dans le cas des comparaisons indirectes (Myc/Ø ou Tem/Ø). Pour les comparaisons directes les méristèmes ont la même orientation. L'inoculum des nématodes se fait sur le diamètre de la boîte.

Les racines sont placées sur un lit de 30g de sable de Fontainebleau (granulométrie 230-310µm) à une distance de 0.5cm du diamètre. Ensuite, 15ml d'eau distillée sont ajoutés par boîtes. Du sable de Fontainebleau est ajouté (30g) pour recouvrir les racines. Les boîtes de Petri sont alors placées dans une étuve (27°C ± 0.5°C) pendant 24h à l'obscurité sans leurs couvercles.

Après 24h dans l'étuve, un sillon est tracé à l'emplacement du diamètre de la boîte avec une spatule (3mm de large) jusqu'au fond des boîtes. On dépose alors dans le lit de ce compartiment une fine couche de sable de Fontainebleau (2.5g).

II-2.5. Inoculation des nématodes

L'inoculum, constitué de 200 *R. similis* (UGA ou CIV), est réparti dans le sillon de façon homogène avec une pipette de verre.

Les boîtes inoculées sont alors refermées et placées dans l'étuve.

II-2.6. Durée d'interaction

Les durées d'interaction sont de 12, 24 ou 48h suivant les essais.

III- Préparation des racines pour les observations microscopiques

III-1. Technique utilisée pour la coloration des nématodes et des structures mycorhiziennes

La technique utilisée est inspirée des travaux de Baker & Gowen (1996). Elle comprend deux phases : une d'éclaircissage et une de coloration.

La phase d'éclaircissage débute par un bain dans une solution de KOH portée à 90°C pendant une heure. Les racines sont ensuite rincées avec de l'eau du robinet et plongées dans une solution de HCl à 1% pendant dix minutes.

Les racines ainsi éclaircies sont alors placées dans une solution de fuchsine acide à 0.1% (½ d'acide lactique, ¼ de glycérol et ¼ d'eau distillée) pendant une heure à 90°C.

Suite à la coloration, les racines sont rincées à l'eau du robinet puis placées dans du lactoglycérol. Le lactoglycérol sert de solution de conservation jusqu'au montage des racines sur lames.

III-2. Préparation des lames pour réaliser le dénombrement des nématodes et l'estimation de la colonisation mycorhizienne

Les racines sont déposées sur des lames circulaires de 9cm de diamètre comportant des graduations tous 2.5cm. Ces lames ont été spécialement préparées pour pouvoir réaliser la méthode de "Gridline intersect" décrite par Giovannetti et Mosse (1980) et revue Brundrett *et al.* (1994) pour estimer la colonisation mycorhizienne.

Une fois étalées entre lames et lamelles, les racines primaires sont divisées en segments. Le premier (1, comprend la coiffe) mesure 1.5cm, le deuxième (2) et le troisième (3) 2cm, et le quatrième (4, comprend la coupure) mesure 1.5cm.

III-2.1. Détermination du nombre de nématode

Pour chacun des segments de la racine primaire les nématodes présents sont dénombrés. Les nématodes se trouvant à l'extérieur des racines (à cause de l'écrasement des racines) ne sont pas comptés. Les œufs ne sont pas dénombrés.

III-2.2. Estimation de la colonisation mycorrhizienne

L'estimation de la colonisation mycorrhizienne est réalisée d'après une méthode décrite par Giovanetti et Mosse (1980) et revue par Brundrett *et al.* (1994). Celle-ci consiste en la détermination de la colonisation hyphale (HC%). Son principe repose sur l'observation des racines sur une lame circulaire (9cm de diamètre) quadrillée tous les 2.5cm. A chaque intersection entre une racine et le quadrillage, on relève la présence d'hyphes intraracinaires.

III- Analyses statistiques

Les résultats sont analysés par le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis pour $P < 0.05$ avec le logiciel STATISTICA®. Avant analyse, le nombre de nématodes dans les racines est ramené à la longueur des compartiments où ils ont été dénombrés. Pour l'ensemble de la racine primaire, le nombre de nématodes est ramené à la longueur de celle-ci, soit 7cm.

Les droites de corrélations, et la détermination de r^2 , entre le nombre de nématodes par centimètre de racines pour chaque compartiment et la colonisation mycorrhizienne de chacun d'eux ont été réalisées avec STATISTICA®.

Tableau 3. Effets des traitements (mycorhization et durées d'interaction) sur le nombre de *Radopholus similis* (UGA) dans les racines primaires excisées, mycorhizées (Myc) ou témoins (Tem), issus des pots de l'essai 1 (1 mois après l'inoculation de *Glomus proliferum*) après 24 et 48 d'interaction. Les racines sont placées en boîtes de Petri en comparaison directe (Myc/Tem) ou en étude séparée (Myc/Ø ou Tem/Ø).

Durée d'interaction (en heures)	Type de comparaison	Type de racine	Racine primaire				
			1	2	3	4	Ensemble
24	Myc/Tem	Myc	3,50 ¹ (ab) ²	1.63 (b)	1.00 (a)	3.67 (ab)	2.29 (ab)
		Tem	3.00 (ab)	0.13 (b)	0.00 (a)	1.00 (b)	0.89 (ab)
	Myc/ Ø	Myc	1.33 (ab)	0.50 (b)	1.38 (a)	2.67 (ab)	1.39 (ab)
	Tem/ Ø	Tem	0.53 (b)	0.60 (b)	0.40 (a)	1.47 (b)	0.11 (c)
48	Myc/Tem	Myc	2.93 (ab)	0.80 (b)	0.00 (a)	3.73 (ab)	1.66 (ab)
		Tem	3.07 (ab)	2.8 (ab)	1.60 (a)	1.73 (b)	2.29 (ab)
	Myc/ Ø	Myc	6.67 (a)	5.20 (b)	2.50 (a)	9.20 (a)	5.60 (a)
	Tem/ Ø	Tem	5.07 (ab)	0.90 (b)	1.40 (a)	6.00 (ab)	3.03 (b)

¹ Les moyennes sont exprimées en nématodes par centimètre de racine.

² Les moyennes dans la même colonne, pour chaque étude, suivies par la même lettre ne diffèrent pas d'après le test de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$).

Résultats

I- Effet de la mycorhization et de la durée d'interaction sur la pénétration

I-1. Effet de la mycorhization

Les résultats sur l'effet de la mycorhization sont présentés dans les tableaux 3, 6 et 9. Pour l'essai 1 aucune différence significative n'a été trouvée entre Myc et Tem après 24h ou 48h d'interaction pour l'ensemble des observations réalisées. Pour l'essai 2, le nombre de nématodes est significativement plus grand pour l'ensemble de la racine primaire 12h après l'inoculation de *R. similis*. Néanmoins, les autres observations après la même durée d'interaction montrent qu'il n'y a pas des différences significatives entre les racines mycorhizées et les racines témoins dans les différentes parties de la racine primaire. Après 24h d'interaction aucune différence significative entre les racines Myc et Tem n'a été obtenue pour l'ensemble des observations. Par contre, après 48h d'interaction le nombre de nématodes est significativement plus grand dans la partie 4 des racines mycorhizées. Pour l'essai 3, aucune différence significative entre les racines Myc et Tem n'a été observée pour les deux durées d'interaction.

Pour les racines de l'essai 1 des systèmes Myc/Ø et Tem/Ø, le nombre de nématodes est plus grand pour l'ensemble des racines mycorhizées. Par contre, aucune différence significative n'a été relevée par analyse statistique pour les différentes parties prises séparément.

I-2. Effet de la durée d'interaction

La durée d'interaction ne semble pas influencer la pénétration des nématodes. En effet, si l'on prend l'exemple de l'essai 1 et 3 (Tableaux 3 et 9), il n'y a aucune différence significative entre les deux durées d'interaction observées. Les seules différences significatives ont été obtenues pour l'essai 2 (Tableau 6). En effet, pour les racines Myc 12h le nombre de nématodes est significativement plus important que pour les racines Myc à 24 et 48h pour l'ensemble des racines primaires. Pour la partie 4 des racines primaires, il n'y a pas de différence entre les racines Myc à 12 et 48h, par contre pour les racines après 24h d'interaction le nombre de nématodes est significativement plus grand.

II- Effet de topographie de la racine primaire sur la pénétration

Pour ce qui est de la répartition de la pénétration le long des racines (Tableaux 4, 7 et 10), les résultats sont variables et aucune tendance remarquable n'a été observée que ce soit pour les racines mycorhizées ou témoins ou du fait de la durée d'interaction. Ainsi pour l'essai 1 (Tableau 4), des différences significatives de la répartition des nématodes le long des racines primaires ont été observées. Pour le système Myc/Tem, une différence significative a été trouvée pour les racines Tem à 24h où le nombre de nématodes de la partie 1 est significativement plus important que dans les parties 2 et 3. Par contre il n'y a pas de différence significative entre le nombre de nématodes dans la partie 1 et 4. Pour le système Myc/Ø et Tem/Ø, des différences de pénétration le long des racines primaires ont été observées après 48h d'interaction. Ainsi, pour les racines Myc et Tem, la pénétration est significativement plus importante dans la partie 4 que dans les parties 2 et 3.

Tableau 4. Localisation de *Radophololus similis* (UGA) dans les racines primaires excisées de l'essai 1, 24 et 48 heures après l'inoculation de 200 *R. similis*. Les racines sont placées en boîtes de Petri en comparaison directe (Myc/Tem) ou en étude indirecte (Myc/Ø)

Durée d'interaction (en heures)	Type de comparaison	Type de racine	Racine primaire			
			1	2	3	4
24	Myc/Tem	Myc	3,50 ¹ (a) ²	1.63 (a)	1.00 (a)	3.67 (a)
		Tem	3.00 (a)	0.13 (b)	0.00 (b)	1.00 (ab)
	Myc/Ø	Myc	1.33 (a)	0.50 (a)	1.38 (a)	2.67 (a)
	Tem/Ø	Tem	0.53 (a)	0.60 (a)	0.40 (a)	1.47 (a)
48	Myc/Tem	Myc	2.93 (a)	0.80 (a)	0.00 (a)	3.73 (a)
		Tem	3.07 (a)	2.8 (a)	1.60 (a)	1.73 (a)
	Myc/Ø	Myc	6.67 (ab)	5.20 (bc)	2.50 (c)	9.20 (a)
	Tem/Ø	Tem	5.07 (ab)	0.90 (a)	1.40 (a)	6.00 (a)

¹ Les moyennes sont exprimées en nématodes par centimètre de racine.

² Les moyennes sur la même ligne suivies par la même lettre ne diffèrent pas d'après le test de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$).

III- Colonisation des racines mycorhizées

III-1. Différences de colonisation entre les différents essais

La colonisation mycorhizienne des racines après 1 mois (Tableau 5 et 8) entre les racines de l'essai 1 et celle de l'essai 2 est significative à $P < 0.05$ pour toutes les parties des racines primaires. Pour les racines mycorhizées de l'essai 3 la colonisation s'est révélée nulle pour toutes les parties des racines primaires (résultats non-présentés).

III-2. Différences de colonisation entre les différentes parties des racines primaires

Il n'y a pas de différence significative entre la colonisation des différentes parties des racines primaires. On note donc une homogénéité de la colonisation dans tous les cas.

IV- Corrélation entre colonisation mycorhizienne et pénétration des nématodes dans les différentes parties des racines primaires et secondaires

Les droites de corrélation entre la colonisation mycorhizienne et la pénétration des nématodes dans les différentes parties des racines primaires des essais 1 et 2 sont présentées sur les figures 2 et 3. Ces droites n'ont pas été réalisées pour l'essai 3 du fait de l'absence de colonisation mycorhizienne. Les r^2 obtenus étant extrêmement faibles (0.0012 et 0.1058 pour l'essai 1 et 2 respectivement), on note qu'il n'y a pas de corrélation entre le nombre de nématodes dans les différentes parties des racines primaires et la colonisation mycorhizienne dans celles-ci.

Tableau 5. Estimation de HC% (Hyphal Colonization %) un mois après l'inoculation de *Glomus proliferum*, pour les racines primaires excisées mycorhizées de l'essai 1 et pour les deux durées d'interaction (24 et 48h).

Durée d'interaction (en heures)	Type de comparaison	Racine primaire			
		1	2	3	4
24	Myc/Tem	9.82 ¹	12.50	24.78	0.00
	Myc/22	0.00	15.38	11.76	20.00
48	Myc/Tem	0.80	7.73	12.22	3.80
	Myc/22	3.33	13.04	27.45	23.53
Moyenne		1.03	12.16	19.05	11.83

¹ Les résultats sont la moyenne des répétitions.

Tableau 6. Effets des traitements (mycorhization et durées d'interaction) sur le nombre de *Radopholus similis* (CIV) sur racines excisées mycorhizées (Myc) ou témoins (Tem), issus des pots de l'essai 2 (1 mois après l'inoculation de *Glomus* sp.). Les racines sont placées en boîtes de Petri en comparaison directe (Myc/Tem).

Durée d'interaction (en heures)	Type de racine	Racine primaire				
		1	2	3	4	Ensemble
12	Myc	3,75 ¹ (a) ²	9.38 (a)	3.13 (a)	12.58 (ab)	7.07 (a)
	Tem	0.75 (a)	1.94 (a)	0.75 (a)	5.58 (b)	2.13 (b)
24	Myc	3.33 (a)	0.94 (a)	2.44 (a)	4.25 (b)	2.59 (b)
	Tem	5.33 (a)	6.49 (a)	6.05 (a)	9.03 (b)	3.75 (b)
48	Myc	0.17 (a)	1.00 (a)	1.44 (a)	16.08 (a)	4.18 (b)
	Tem	0.75 (a)	2.13 (a)	1.88 (a)	2.33 (b)	1.66 (b)

¹ Les moyennes sont exprimées en nématodes par centimètre de racine.

² Les moyennes dans la même colonne, pour chaque étude, suivies par la même lettre ne diffèrent pas d'après le test de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$).

Discussion

I- Nombre de nématodes dans les racines

Le faible nombre de nématodes que nous avons comptés dans les racines mycorhizées et témoins. En effet, le nombre de nématodes pour l'ensemble de la racine primaire n'a jamais dépassé 50, soit $\frac{1}{4}$ de l'inoculum de départ seulement, et la moyenne se situe autour de 15. Pour expliquer cela différentes hypothèses peuvent être envisagées. La première est inhérente à la durée d'interaction et la distance que les nématodes ont dû parcourir. La conjugaison des deux facteurs a peut-être réduit les possibilités de pénétration. Néanmoins, Ascione (données non publiées) a dénombré en moyenne 40 nématodes par racine primaire dans un système proche sur des racines non-mycorhizées après 48h d'interaction avec la population ougandaise. De même Boisseau (1996) a enregistré des taux de pénétration variant de 30 à 50% avec un système miniaturisé en pot après la même durée d'interaction. En outre, Fallas (1995) a montré que 48h après l'introduction de nématodes dans un tube vertical de 7cm contenant du sable de Fontainebleau, environ 50% des nématodes avaient pu se déplacer jusqu'au bas de ce tube et avait été récupérés vivants. Ces deux facteurs ne semblent donc pas pouvoir expliquer la faible pénétration des nématodes dans les racines.

Une autre hypothèse vient de la mobilité des nématodes dans le sable. En effet, si la granulométrie du sable est optimale pour le déplacement des nématodes (Jones, 1978 ; Fallas, 1995) le sable n'était peut-être pas assez humide. En effet, en laissant les boîtes de Petri ouvertes pendant 24h avant l'inoculation, il est possible le sable est trop séché et que les tensions de surface se soient trop approchées du seuil de mobilité des nématodes (Jones, 1978). La mobilité des nématodes étant ainsi diminuée, leur progression vers les racines a pu être fortement réduite. Cette hypothèse semble la plus probable, et pourrait être facilement vérifiée en inoculant des nématodes dans un sable saturé en eau. Pourtant le problème d'une telle procédure vient de la moindre précision de l'inoculation du fait de possibles mouvements des nématodes par simple déplacement de l'eau. C'est d'ailleurs pour cette raison que nous avons pris parti de réaliser nos essais avec du sable non-saturé afin que la migration se fasse dans des conditions les plus contrôlées possibles tout en restant aussi proche possible des conditions naturelles.

II- Taux de colonisation mycorhizienne

On observe également un faible taux de colonisation mycorhizienne (HC%). Ceci est sans doute dû comme nous l'avions supposé au temps très court (1 et 2 mois) entre la date de mycorhization et l'utilisation des racines pour nos essais. Dupré de Boulois (1998) a mis en évidence que *Glomus intraradices* pénètre dans les racines d'*Allium porrum* après trois semaines de mise en présence dans des conditions similaires. Ainsi, pour nos essais utilisant des racines d'un mois, la mycorhization avait sans doute débutée que très récemment d'où une faible installation de la symbiose. D'ailleurs, ceci est confirmé par nos observations qui n'ont pas relevé la présence d'arbuscules ou de vésicules.

Nous pouvons également supposer que les souches de champignons mycorhiziens que nous avons utilisé, et en particulier *Glomus proliferum*, ne sont pas apte à former des mycorhizes en des temps courts. En effet, même si Declerck (pers. comm.) a pu mycorhizer des bananiers avec cette souche, le taux de colonisation après un mois était faible et après deux mois celui-ci était nul dans le cas de nos essais. *Glomus* sp. semble pouvoir développer avec les racines de bananier une meilleur mycorhization, mais celle-ci est néanmoins inférieure à celle observée en inoculant *Glomus intraradices*. En effet, cette souche avait montré une capacité mycorhizienne importante après un mois de mise en présence. Nous

Tableau 7. Localisation de *Radophololus similis* (CIV) dans les racines primaires excisées de l'essai 2, 12, 24 et 48 heures après l'inoculation de 200 *R. similis*. Les racines sont placées en boîtes de Petri en comparaison directe (Myc/Tem).

Durée d'interaction (en heures)	Type de racine	Racine primaire			
		1	2	3	4
12	Myc	3,75 ¹ (a) ²	9.38 (a)	3.13 (a)	12.58 (a)
	Tem	0.75 (a)	1.94 (a)	0.75 (a)	5.58 (a)
24	Myc	3.33 (a)	0.94 (a)	2.44 (a)	4.25 (a)
	Tem	5.33 (a)	6.49 (a)	6.05 (a)	9.03 (a)
48	Myc	0.17 (a)	1.00 (a)	1.44 (a)	16.08 (b)
	Tem	0.75 (a)	2.13 (a)	1.88 (a)	2.33 (a)

¹ Les moyennes sont exprimées en nématodes par centimètre de racine.

² Les moyennes sur la même ligne suivies par la même lettre ne diffèrent pas d'après le test de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$).

Tableau 8. Estimation de HC% (Hyphal Colonization %) un mois après l'inoculation de *Glomus* sp., pour les racines primaires excisées mycorhizées de l'essai 2 et pour les trois durées d'interaction (12, 24 et 48h).

Temps d'interaction (en heures)	Racine primaire			
	1	2	3	4
12	43,29 ¹	83.28	78.11	75.54
24	56.43	74.54	88.84	86.67
48	20.00	57.25	70.46	71.25
Moyenne	25.48	71.69	79.14	77.82

¹ Les résultats sont la moyenne des répétitions.

n'avons pas pu l'utiliser, comme cela avait été initialement prévu, à cause d'une contamination qui en a interdit l'emploi. Nous avons donc dû nous faire parvenir de nouvelles souches champignons MVA sans que des observations préalables aient pu être réalisées sur leur capacité mycorhizienne dans nos conditions d'expérimentation.

En outre, si la dépendance des bananiers vis-à-vis des champignons MVA a été démontré (Declerck *et al.*, 1995), la mycorhization dépend de nombreux facteurs tels que l'architecture racinaire (Declerck *et al.*, 1995) et la composition du substrat (Gianinazzi *et al.*, 1990 ; Calvet *et al.*, 1992). Ainsi, Jaizme-Vega *et al.* (1997) ont estimé que le meilleur substrat pour le développement du cultivar Giant Nain et pour le développement de la mycorhization (*Glomus mossae*) est un mélange à proportions égales de tourbe, de sol et de cendres volcaniques. Par conséquent, on peut supposer que le cultivar et/ou le substrat que nous avons utilisés ont également pu également réduire la mycorhization et en particulier pour *G. proliferum*. Le cultivar et le substrat qui avaient été choisi en début d'expérimentation avaient montré qu'ils donnaient une mycorhization optimale avec *G. intraradices*.

III- Effet de la mycorhization sur les stades précoces d'interaction

L'absence d'effet de la mycorhization et de la colonisation mycorhizienne sur le nombre de nématodes présents dans les racines après pénétration peut être expliquée par différentes hypothèses.

On pourrait en conclure qu'il n'y a pas d'effet de la mycorhization sur les stades précoces d'interaction. Cela suppose donc que l'effet principal de la mycorhization interviendrait dans la racine et agirait sur la reproduction ou le développement des nématodes.

On peut également supposer qu'avec nos taux de pénétration des nématodes dans les racines et le faible taux de colonisation mycorhizienne il n'est pas possible de mettre en avant un possible effet. Ainsi, notre procédure expérimentale ne permettrait pas de mettre en évidence les effets de la mycorhization.

En outre, le choix des racines pourrait occulter les effets de la mycorhization. En effet, nous avons placé dans nos expériences en comparaison directe (Myc/Tem) des racines morphologiquement identiques. Or la mycorhization entraîne des changements dans l'architecture des racines (Berta *et al.*, 1990 ; Jaizme-Vega *et al.*, 1994 ; Garcia Perez & Jaizme-Vega, 1997 ; Dupré de Boulois, 1998) qui se traduisent par une réduction de la longueur des racines secondaires mais une augmentation de leur nombre. Ainsi, en positionnant des racines morphologiquement similaires dans les essais en comparaison directe, nous avons pu éliminer cet effet de la mycorhization. Néanmoins, pour les études en comparaisons indirectes (Myc/Ø et Tem/Ø), la morphologie des racines était variable et les racines étaient prélevées aléatoirement sur les bananiers, or les résultats obtenus sont similaires à ceux en comparaison directe. Néanmoins, ceci pourrait être expliqué par les observations de Jaizme-Vega *et al.*, 1994 et Garcia Perez & Jaizme-Vega, 1997 qui ont noté que les premières différences significatives, entre bananiers mycorhizés et témoins, apparaissent 40 jours après l'inoculation de bananiers issus de la micropropagation. Ne disposant que de données pour des comparaisons indirectes après un mois de mycorhization, nous ne pouvons pas exclure cette hypothèse.

Il est également possible d'expliquer l'absence d'effet par le nettoyage des racines. En effet, la production d'hyphes extraracinaires (Tommerup, 1992), permet avec des microorganismes associés de renforcer l'adhérence de particules de sol autour des racines (Tisdall, 1991). Ainsi, une gaine de particules autour des racines mycorhizées se forme, et pourrait constituer une barrière physique que les nématodes ne pourraient franchir qu'avec difficulté. La distribution des nématodes dans chaque segment des racines mycorhizées et témoins étant la même, ceci pourrait impliquer que le nettoyage des racines a pu éliminer

Tableau 9. Effets des traitements (mycorhization et durées d'interaction) sur le nombre de *Radopholus similis* (UGA) sur racines primaires excisées mycorhizées (Myc) ou témoins (Tem), issus des tubes de l'essai 3 (2 mois après l'inoculation de *Glomus proliferum*). Les racines sont placées en boîtes de Petri en comparaison directe (Myc/Tem).

Temps d'interaction (en heures)	Type de racine	Racine primaire				Ensemble
		1	2	3	4	
12	Myc	1,08 ¹ (a) ²	2.06 (a)	0.50 (a)	1.00 (a)	1.18 (a)
	Tem	0.67 (a)	2.00 (a)	1.13 (a)	0.33 (a)	0.66 (a)
24	Myc	0.75 (a)	2.13 (a)	1.06 (a)	0.33 (a)	1.14 (a)
	Tem	0.58 (a)	1.81 (a)	1.50 (a)	0.08 (a)	1.09 (a)

¹ Les moyennes sont exprimées en nématodes par centimètre de racine.

² Les moyennes dans la même colonne, pour chaque étude, suivies par la même lettre ne diffèrent pas d'après le test de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$).

Tableau 10. Localisation de *Radopholus similis* (UGA) dans les racines primaires excisées de l'essai 3, 24 et 48 heures après l'inoculation de 200 *R. similis*. Les racines sont placées dans des boîtes de Petri en comparaison directe (Myc/Tem).

Temps d'interaction (en heures)	Type de racine	Racine primaire			
		1	2	3	4
12	Myc	1.08 ¹ (a) ²	2.06 (a)	0.50 (a)	1.00 (a)
	Tem	0.67 (a)	2.00 (a)	1.13 (a)	0.33 (a)
24	Myc	0.75 (a)	2.13 (a)	1.06 (a)	0.33 (a)
	Tem	0.58 (a)	1.81 (a)	1.50 (a)	0.08 (a)

¹ Les moyennes sont exprimées en nématodes par centimètre de racine.

² Les moyennes sur la même ligne suivies par la même lettre ne diffèrent pas d'après le test de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$).

cette barrière et de ce fait aboutir à cette distribution homogène. Néanmoins, la pénétration des nématodes étant très faible, nous n'avons peut-être pas remarqué de pénétration préférentielle des nématodes dans la zone méristématique comme l'a fait Blake (1961, 1966) et Valette (1997) sur des racines non-mycorhizées de bananier. Ainsi, le fait que nous ayons une distribution homogène des nématodes n'impliquerait plus la suppression de cette barrière et de là, l'importance de cette barrière sur la pénétration des nématodes serait anecdotique car la présence d'hyphes extraracinaires au niveau du méristème est très faible. En outre, les essais réalisés pour étudier l'effet de la mycorhization se sont déroulés dans des conditions où ces microorganismes ne pouvaient être présents (Jaizme-Vega, 1999). Ainsi, les effets de la mycorhization, que différents auteurs ont noté sur des populations de nématodes finales, ne semblent pas être dus à une possible barrière de particules autour des racines. De même, il a été montré que la mycorhization, en modifiant la rhizosphère, pourrait influencer la pénétration des nématodes par la présence de microorganismes antagonistes des nématodes comme c'est le cas pour d'autres agents pathogènes (Hashem, 1995 ; Liu, 1995). En effet, la mycorhization influence la présence de certains microorganismes en changeant la physiologie des racines, leur exsudation, mais aussi en fournissant à des bactéries un substrat physique et nutritif. Mais, en ce plaçant les systèmes d'étude utilisés, comme le notre, ces microorganismes ne sont pas présents. D'ailleurs, même en utilisant des racines prélevées dans un substrat naturel, on aurait éliminé ces microorganismes en nettoyant les racines.

Enfin, il est possible d'envisager que les stress subis par les racines au cours des différentes manipulations, comme l'excision, ont pu occulter les effets de la mycorhization. En effet, ces stress pourraient entraîner des réponses équivalentes entre les racines mycorhizées et témoins. Ainsi, les exsudats racinaires ont ainsi pu être modifiés ce qui a eu pour conséquence de masquer les modifications que la mycorhization a sur leur formulation. Les effets de la mycorhization sur les exsudats racinaires pouvant permettre de protéger les racines mycorhizées de la pénétration des nématodes (Hussey & Roncadori, 1982 ; Smith, 1987) ne s'exprimant pas, cela a pu résulter en une pénétration équivalente entre les deux types de racines.

On notera également ici que les observations de Kaplan & Davis (1991) qui avaient remarqué que les nématodes se concentraient au niveau des coupures des racines excisées n'ont pas été vérifiées dans nos essais. Cela peut être expliqué par le fait que nous avons utilisé des racines de 7cm de long alors que dans leurs études ils avaient utilisé des racines de 4mm et que l'inoculation des nématodes se faisait directement sur les racines. En effet, cette localisation des nématodes pourrait être expliquée par le fait qu'avec des racines de 4mm de long, les méristèmes sont très proches, donc les nématodes sont plus attirés par cette zone, et que la coupure pourrait représenter une zone favorable à la pénétration. D'ailleurs seule la faible longueur des racines et la présence de la coupure pourrait expliquer cette localisation des nématodes par jeu d'échelle. Cela signifierait que la coupure serait une zone propice à la pénétration à cause de différents facteurs, mais qu'elle ne pourrait l'être que lorsque les nématodes sont en présence de racines de longueur réduite. L'effet d'une racine plus longue masquerait ainsi l'effet de la coupure.

A la vue de nos résultats et des hypothèses que nous avons posées pour les expliquer et commenter, des améliorations de notre procédure expérimentale peuvent être envisagées. La première d'entre elle est d'améliorer la pénétration des nématodes. Pour cela on peut rapprocher les racines de l'inoculum et/ou allonger la durée d'interaction. Il est également envisageable d'ajouter de l'eau pour que la tension de surface soit maintenue à une valeur optimale pour le déplacement des nématodes. La deuxième concerne l'amélioration de la mycorhization. Celle-ci pourrait être réalisée en testant différentes souches de champignons

Figure 2. Droite de corrélation entre le nombre de nématodes ayant pénétré les différentes parties des racines mycorhizées de l'essai 1 après 24 et 48h d'interaction et la colonisation mycorhizienne. Les racines sont placées en comparaison directe (Myc/Tem) ou indirecte (Myc/Ø).

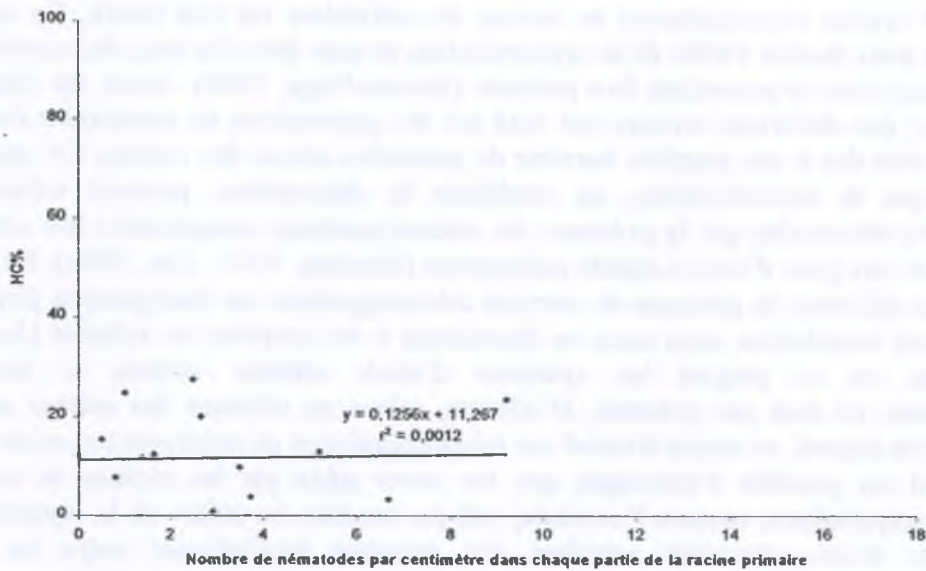
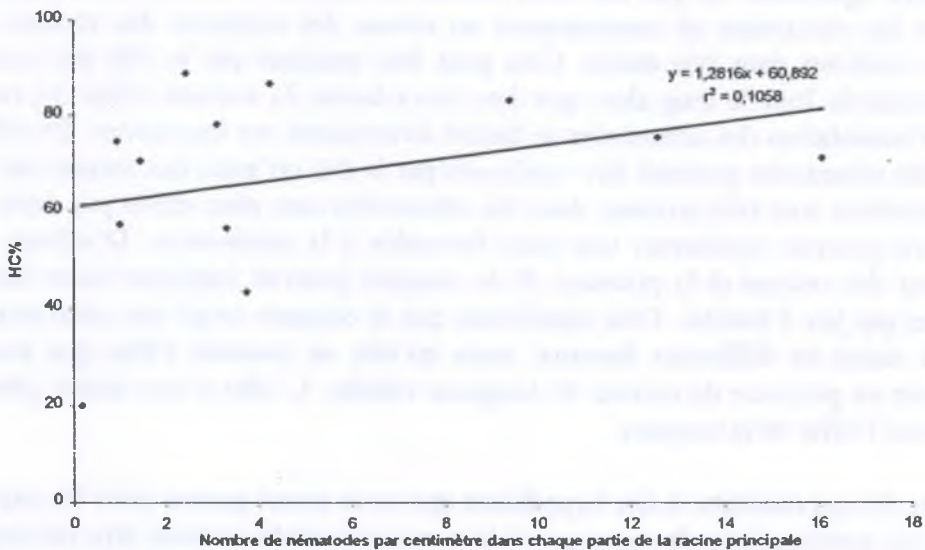


Figure 3. Droite de corrélation entre le nombre de nématodes ayant pénétré les différentes parties des racines mycorhizées de l'essai 2 après 12, 24 et 48h d'interaction et la colonisation mycorhizienne. Les racines sont placées en comparaison directe (Myc/Tem).



MVA en ne gardant que les plus performantes. On pourrait, en outre, utiliser à nouveau *Glomus intraradices* qui avait montré un potentiel mycorhizogène intéressant ou encore préciser le potentiel de *Glomus* sp. sur différents substrats. Il serait également possible de réaliser la mycorhization lorsque les bananiers sont encore en condition *in vitro* comme l'a montré Axon-Aguilar & Barea (1995). On disposerait ainsi avant même le sevrage des bananiers dans le substrat d'acclimatation de racines mycorhizées. La troisième serait de ne pas nettoyer les racines et de les transférer directement dans les boîtes de Petri. Mais cela pose des problèmes de nettoyage lors de la coloration ou au moment du montage des lames. On peut également imaginer un système permettant d'isoler des racines sur des bananiers en pots et de les inoculer avec des nématodes directement sur la longueur de la racines sans que celle-ci ne soit coupée ou nettoyée.

Afin de valider cette procédure expérimentale, de nouvelles études ont été initiées dans notre laboratoire. Ainsi, dans le cadre d'un stage, L. Voets a entrepris des essais en pots en inoculant, des bananiers mycorhizés ou non, avec différentes populations de *R. similis*. Ces études, si elles s'éloignent de conditions contrôlées, ont l'avantage de se rapprocher des conditions naturelles. Ainsi, elles devraient permettre soit de valider la procédure que nous avons élaborer, soit de réaliser des modifications ou encore de l'abandonner. Néanmoins, ces études, si elles reflètent plus fidèlement les conditions naturelles, possèdent de nombreuses contraintes qui sont liées à la réduction du contrôle que l'on peut avoir dessus. De ce fait, les résultats qu'elles offrent sont plus difficilement interprétables. En outre, dans le cas d'observations *in situ*, elles sont plus difficiles à gérer tant au niveau du temps d'observation que de la complexité des systèmes racinaires à étudier.

Références

- Aalten, P. M., D. Vitiur, D. Blanvillain, S. R. Gowen & L. Sutra, 1998. Effect of rhizosphere fluorescent *Pseudomonas* strains on plant-parasitic nematodes *Radopholus similis* and *Meloidogyne* spp. *Letters in Applied Microbiology*, 27: 357-361.
- Adiko, A., 1988. Plant-parasitic nematodes associated with plantain, *Musa paradisiaca* (AAB), in the Ivory Coast. *Revue de Nématologie*, 11: 109-113.
- Ambrose, E., 1984. Research and development in banana crop production (excluding Sigatoka) in the English speaking Carabbean. *Fruits*, 39: 234-247.
- Anonyme, 1997. Report of the ninth meeting of the parties to the Montreal Protocol on Substances that deplete the ozone layer, United Nations Environment Programme, Montreal, Canada, pp 1-47.
- Anonyme, 1997. STATISTICA[®] Release 5. Statsoft Inc., Tulsa, USA.
- Axon-Aguilar C. & J. M. Barea, 1995. Saprophytic growth of arbuscular mycorrhizal fungi. In : Varma, A. & B. Hock (eds.). *Mycorrhiza structure, function, molecular biology and biotechnology*. Springer-Verlag, Heidelberg. pp. 391-407.
- Ayoud, S. M., 1980. Plant nematology : An agricultural training aid, pp. 316.
- Baker, T. J. & S. R. Gowen, 1996. Staining nematodes and arbuscular mycorrhizae in the same root sample. *Fundamental and applied Nematology*, 19 (6): 607-608.
- Baker, B., P. Zambryski, B. Staskawicz & S. P. Dinesh-Kumar, 1997. Signaling in plant-microbe interactions. *Science*, 276 (5313): 726-733.
- Berta, G., A. Fusconi, A. Trotta & A. Scannerrini, 1990. Morphogenetic modifications induced by the mycorrhizal fungus *Glomus* strain E3 in the root system of *Allium porrum* L. *New Phytologist*, 114: 207-215.
- Bethlenfalvay, G. J. & R. G. Linderman, 1992. Mycorrhizae in sustainable agriculture. *Am. Soc. Agron. Spec. Publ.* 54.
- Blake, C. D., 1961. Root rot of banana caused by *Radopholus similis* (Cobb) and its control in New South Wales. *Nematologica*, 6: 295-310.
- Blake, C. D., 1966. The histological changes in banana roots caused by *Radopholus similis* and *Helicotylenchus multicinctus*. *Nematologica*, 12: 129-137.
- Blavignac, F., 1989. Contribution à la mise au point de tests précoces d'étude de la sensibilité des bananiers au nématode *Radopholus similis* (Cobb). Mémoire de DAA de l'Ecole Nationale Supérieure de Rennes, 41 pp.
- Boisseau, M., 1996. Etude de divers facteurs influencant la dynamique d'infestation et la capacité reproductive du nématode *Radopholus similis* (Cobb, 1893) Thorne 1949, dans les racines du bananier. Mémoire de fin d'étude, Université de Montpellier II, 21 pp.
- Bridge, J., 1988. Plant nematode pests of banana in East Africa with particular reference to Tanzania. In : *Nematodes and the borer weevil in bananas : proceeding of a INIBAP workshop*, Bujumbura, Burundi, 1987. INIBAP, Montpellier, France, pp. 35-39.
- Bridge, J., N. S. Price & P. Kofi, 1995. Plant parasitic nematodes of plantain and other crops in Cameroon, West Africa. *Fundamental and applied Nematology*, 18: 251-260.
- Bridge, J., R. Fogain & P. Speijer, 1997. The root lesion nematodes of banana. *Musa Pest Fact Sheet No.* INBAP, Montpellier, France. pp. 4.
- Brundrett, M., L. Melville & L. Peterson, 1994. Practical methods in mycorrhiza research. *Mycologue Publications*. Guelph, Ontario, Canada. 161 pp.
- Calvet, C., V. Estaun & A. Camprubi, 1992. Germination, early mycelia growth and infectivity of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus in organic substrates. *Symbiosis*, 14: 405-411.

- Caveness, F. E. & T. Badra, 1980. Control of *Helicotylenchus multicinctus* and *Meloidogyne javanica* in established plantain and nematode survival as influenced by rainfall. *Nematopica*, 10: 10-14.
- Cayrol, J. C., C. Djian-Caporalino & E. Panchaud-Mattei, 1992. La lutte biologique contre les nématodes phytoparasites. *Courrier de la cellule environnement de l'INRA*, 17: 31-44.
- CGIAR, 1992. Future priorities and Strategies. CGIAR Technical Advisory Committee. TAC Secretariat FAO, Rome, Italy.
- CGIAR, 1993. Progress report by the CGIAR Task Force on Banana and Plantain Research. CGIAR Secretariat, World Bank, Washington, D. C., USA.
- Champion, J., 1963. *Le bananier*. Maisonneuve et Larose, Paris. 263 pp.
- Charest, C., Y. Dalpe & A. Brown, 1993. The effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae and chilling on two hybrids of maize. *Mycorrhiza*, 4: 89-92.
- Cheesman, E. E., 1948. Classification of bananas. III. Critical notes on the species *M. paradisiaca*, *M. sapientum*. *Kew Bulletin*, 2: 146-153.
- Ciancio, A., 1995. Observations on the nematicidal properties of some mycotoxins. *Fundam. Appl. Nematol.*, 18 (5): 451-454.
- Cobb, N. A., 1893. Nematodes, mostly Australian and Fidlian. *Macleay Mem. Vol. Linn. Soc. N. S. W.* : 252-308.
- Coolen, W. A. & C. J. D'Herbe, 1972. A method for quantitative extraction of nematodes from plant tissue. State Agricultural Research Centre, Ghent, Belgium. 77 pp.
- Davide, R. G. & L. Q. Marasigan, 1985. Yield loss assessment and evaluation of resistance of banana cultivars to the nematodes *Rhadopholus similis* Thorne and *Meloidogyne incognita* Chitwood. *Philippine Agriculturalist*, 68 : 335-349.
- Davide, R. G., 1994. Biological control of banana nematodes: development of BIOCON I (BIOACT) and BIOCON II technologies. In: Valmayor, R. V., R. G. Davide, J. M. Stanton, N. L. Treverrow & V. N. Roa. (eds.). *Banana Nematodes and Weevil Borers in Asia and the Pacific: Proceedings of a Conference-Workshop on Nematodes and Weevil Borers Affecting Bananas in Asia and the Pacific*, Serdang, Selangor, Malaysia, 18-22 April 1994. INIBAP/ASPNET, Los Banos, Philippines, pp. 139-146.
- Davide, R. G., 1996. Overview of nematodes as a limiting factor in *Musa* production. In *New frontiers in resistance breeding for nematode, Fusarium and Sigatoka* : Proceeding of the workshop held in Kuala Lumpur, Malaysia, 2-5 October 1995. INIBAP, Montpellier, France. pp. 27-31.
- De Waele, D., 1996. Plant resistance to nematodes in other crops : relevant research that may be applicable to *Musa*. In : Frison, E. A., J. P. Horry & D. De Waele. (eds.) *New Frontiers in Resistance Breeding for Nematode, Fusarium and Sigatoka*. Proceedings of the workshop, Kuala Lumpur, Malaysia, 2-5 October 1995. IPGRI, CIRAD, MARDI, INIBAP, pp. 108-118.
- Declerck, S., C. Plenchette & D. G. Strullu, 1995. Mycorrhizal dependency of banana (*Musa acuminata*, AAA group) cultivar. *Plant and Soil*, 176: 183-187.
- Declerck, S., D.G. Strullu & C. Plenchette, 1996a. *In vitro* mass-production of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus versiforme*, associated with Ri-T-DNA transformed carrot roots. *Mycological Research*, 100 (10): 1237-1242.
- Declerck, S., D. G. Strullu, C. Plenchette & T. Guillemette, 1996b. Entrapment of *in vitro* produced spores of *Glomus versiforme* in alginate beads: *in vitro* and *in vivo* inoculum potentials. *Journal of Biotechnology*, 48: 51-57.
- Delvaux, B., S. Declerck & S. Schadeck, 1999. Soil properties and management for environmentally-friendly sustainable banana production. In : Rosales, F. E., S. C. Tripon & J. Cerna (eds.). *Organic/environmentally friendly banana production*.

- Proceeding of a workshop held at EARTH, Guacimo, Costa Rica, 27-29 July 1998. INIBAP, Montpellier, France. pp. 118-131.
- Dupré de Boulois, H., 1998. Connaissance, conservation et utilisation de la biodiversité des mycorhizes à vésicules et arbuscules utiles aux plantes dans des conditions de stress salin au Sénégal. Mémoire de maîtrise, Université d'Angers, 43 pp.
- Fallas, G. & J. L. Sarah, 1995. Effet of temperature on the *in vitro* multiplication of seven *Radopholus similis* isolates from different banana producing zones of the world. *Fundamental and Applied Nematology*, 18: 445-449.
- Fallas, G. A, J. L Sarah & M. Fargette, 1995. Reproductive fitness and pathogenicity of eight *Radopholus similis* isolates on banana plants (*Musa* AAA cv. Poyo). *Nematropica*, 25 (2): 135-141.
- Fallas, G., 1995. Contribution à l'étude de la diversité intraspécifique du nématode *Radopholus similis*. Thèse de doctorat de l'Université de Tours. 109 pp.
- FAO, 1993. Production year book. FAO statistic series. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy, 1993, 166-167.
- Fortuner, R. & V. A. Jacq, 1976. In vitro study of toxicity of soluble sulphides to three nematodes parasitic on rice in Senegal. *Nematologica*, 22 : 343-351.
- García Pérez, J. & M. C. Jaizme-Vega, 1997. Influence of infection by mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* on plant growth and root development of Grande Naine banana. International Symposium on Banana in the Subtropics. 10-14 Noviembre. Puerto de la Cruz, Tenerife, Islas Canarias.
- Gerdemann, J. W., 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *Annu. Rev. Phytopathol*, 6: 397-418.
- Gianinazzi, S., V. Gianinazzi-Pearson & A. Trouvelot, 1990. Potentialities and procedures of fungi for the use of endomycorrhizas with special emphasis on high value crops. In: Whipps J. M. & B. Lumsden (eds.). *Biotechnology of fungi for improving plant growth*. Cambridge University Press, Cambridge. pp: 41-54.
- Giovannetti, M. & B. Mosse, 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular infection in roots. *New phytologist*, 84: 489-500.
- Girija, V. K. & S. K. Nair, 1988. Incidence of VAM in banana varieties. *Indian Journal of Microbiology*, 28 (3-4): 294-295.
- Gowen, S.R., 1975. Improvement of banana yields with nematicides. *Proceedings 8th British Insecticide and Fungicide Conference, Brighton 1975*, pp. 121-125.
- Gowen, S. R., 1995. Bananas and Plantains. Gowen (eds.) London, England.
- Gowen, S.R., 2000. Root-lesion Nematodes. In : Jones D. R. (eds.) *Diseases of Banana, Abacá and Enset*. CABI Publishing. London, UK. pp. 303-306.
- Gowen S. R. & P. Quénehervé, 1990. Nematode parasites of bananas, plantains and abaca. In: Luc, M., R. Sikora & J. Bridge (eds.). *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture*. CABI, London, UK. pp. 431-460.
- Grewal, P. S., E. E. Lewis & S. Venkatachari, 1999. Allelopathy: a possible mechanism of suppression of plant-parasitic nematodes by entomopathogenic nematodes. *Nematology*, 1 (7-8): 735-743.
- Hahn, M. L., J. L. Sarah, M. Boisseau, N. J. Vines, D. J. Wright & P. R. Burrows, 1996. Reproductive fitness and pathogenicity of selected *Radopholus* populations on two banana cultivars. *Plant Pathology*, 45 : 223-231.
- Harley, J. L. & S. E. Smith, 1983. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London, pp. 483.
- Hashem, A. R., 1995. The role of mycorrhizal infection in the resistance of *Vaccinium macrocarpon* to manganese. *Mycorrhiza*, 5: 289-292.

- Hooper, D. J., 1990. Extraction and processing of plant and soil nematodes. In : Luc L., R. A. Sikora & J. Bridge (eds.) Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture. Wallingford, UK, CAB International, pp. 45-68.
- Horry, J.P., 1989. Chimiotaxonomie et organisation génétique dans le genre *Musa*. Fruits, 44: 455-475, 509-520, 573-578.
- Hussey, R. S. & R. W. Roncadori, 1982. Vesicular-arbuscular mycorrhizae may limit nematode activity and improve plant growth. Plant Disease, 66: 9-14.
- Iyer, R., H. Mossa & R. Kalpana, 1988. Vesicular-arbuscular mycorrhizal association in banana. Current Science, 57 (3): 153-155.
- Jaizme-Vega M. C., G. Berta & S. Gianinazzi, 1994. Effect of *Glomus intraradices* on root system morphology of micropropagated banana plants. Fourth European Symposium on Mycorrhizas. Granada. 11-14 July.
- Jaizme-Vega, M. C., P. Tenoury, J. Pinochet & M. Jaumot, 1997. Interaction between the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* and the mycorrhizal association of *Glomus mossae* and Grand Naine banana. Plant and Soil ; 196 : 27-35.
- Jaizme-Vega, M. C. & J. Pinochet, 1997. Growth response of banana to three mycorrhizal fungi in *Pratylenchus goodeyi* infested soil in the Canary Islands. Nematropica, 27 (1) : 69-76.
- Jaizme-Vega, M. C., 1999. Application of arbuscular mycorrhizal fungi in micropropagated banana. In : Rosales, F. E., S. C. Tripon & J. Cerna (eds.). Organic/environmentally friendly banana production. Proceeding of a workshop held at EARTH, Guacimo, Costa Rica, 27-29 July 1998. INIBAP, Montpellier, France. pp. 103-117.
- Janse, J. M., 1896-1897. Les endophytes radicaux de quelques plantes Javanaises. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 14 : 53.
- Jones, F. R., 1924. A mycorrhizal fungus in the roots of legumes and some other plants. J. Agric. Res., 29: 459
- Jones, F. G. W., 1978. The soil-plant environment. In : Southey, J. F. (ed.), Plant Nematology. Her Majesty's Stationery Office, London, pp. 46-62.
- Jones, R. K. et D. L. Milne, 1982. Nematode pests of banana. In : Keetch, D. P. & J. Heyns (eds.). Nematology in Southern Africa. Pretoria, République d'Afrique du Sud, pp. 30-37.
- Jones, D. R., 2000. Diseases of banana, Abacá and Enset. CABI Publishing. London, UK. 544 p.
- Kaplan, D.T. & E. L. Davis, 1991. A bioassay to estimate root penetration by nematodes. Journal of Nematology, 23 (4): 446-450.
- Katan, J., 1981. Solar heating (solarization) of soil for control of soil-borne pests. Annual review of Phytopathology, 19: 211-236.
- Kothari, S. K., H. Marschner & E. George, 1990. Effets of VA mycorrhizal fungi and microorganisms on root and shoot morphology, growth and water relations in maize. New Phytol., 116: 303-311.
- Lahav, E., 1995. Banana nutrition. In: Gowen, S. (eds.) Bananas and Plantains. Chapman and Hall, London, UK, pp. 258-315.
- Lassoudière, A., 1978. Quelques aspects de la croissance et du développement du bananier Poyo en Côte d'Ivoire. Fruits, 42: 265-271.
- Laville, E., 1964. Etude de la mycoflore des racines du bananier 'Poyo'. Fruits, 19: 435-449.
- Lescot, T., 1999. Banane: production, commerce et variétés. Fruitrop, 63: 13-16.
- Lin, C. & D. C. N. Chang, 1987. Effect of three *Glomus* endomycorrhizal fungi on the growth of micropropagated banana plantlets. Trans. Mycol. Soc. Rep. China, 2 (1): 37-45.

- Liu, R. J., 1995. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on *Verticillium* wilt of cotton. *Mycorrhiza* 5: 293-297.
- Loos, C.A. & S. B. Loos, 1960. The blackhead disease of bananas (*Musa acuminata*). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 27: 189-193.
- Loridat, Ph. & J. Ganry, 1991. Mise en évidence d'une interaction nématode-champignon (*Radopholus similis* / *Cylindrocladium*), comme composante du parasitisme tellurique du bananier en culture industrielle aux Antilles. Anez B., C. Nava, L. Sosa, R. Jaramillo. (eds.). *Memorias IX reunion ACROBAT*. Merida, Venezuela, 24-29 September, 1989. ACROBAT, Maracaibo, Venezuela : 23-304.
- Lovato, P. E., H. Schüepp, A. Trouvelot & S. Gianinazzi, 1995. Application of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in orchard and ornamental plants. In: A. Varma & B. Hock (eds.). *Mycorrhiza structure, function, molecular biology and biotechnology*. Springer-Verlag, Heidelberg. pp: 521-559.
- Lovato, P. E., V. Gianinazzi-Pearson, A. Trouvelot & S. Gianinazzi, 1996. The state of art of mycorrhizas and micropropagation. *Adv. Hortic. Sci.*, 10: 46-52.
- Luc, M. & A. Vilardebó, 1961. Les nématodes associés aux bananiers cultivés dans l'ouest Africain. *Fruits*, 16: 205-219.
- Luc, M., 1987. A reappraisal of Tylenchina (Nemata). 7. The family Pratylenchidae Thorne, 1949. *Revue de Nématologie*, 10: 203-218.
- Mateille, T., T. Adjovi & R. Hugon, 1992. Techniques culturales pour la lutte contre les nématodes du bananier en Côte d'Ivoire: Assainissement du sol et utilisation de matériel sain. *Fruits*, 47: 281-290.
- Mian, H. I., G. Godoy, R. Shelby, R. Rodriguez-Kabana & G. Morgan-Jones, 1982. Chitin amendments for control of *Meloidogyne arenaria* in infested soil. *Nematropica*, 12 : 71-84.
- Murashige, T. & F. Skoog, 1962. A revised medium for rapid growth and bio assays with tissue culture. *Physiologia Plantarum* 15 : 473-497.
- Nemec, S., 1986. VA Mycorrhizae in horticultural systems. In: G. R. Safir (eds.). *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants*. CRC, Boca Raton, FL. pp: 193-211.
- O'Bannon, J. H. & A. L. Taylor, 1968. Migratory endoparasitic nematodes reared on carrot discs. *Phytopathology*, 58: 385.
- Oka, Y., I. Chet & Y. Spiegel, 1993. Control of the root-knot nematode *Meloidogyne javanica* by *Bacillus cereus*. *Biocon. Sci. Technol.*, 3: 115-126.
- Oka, Y., H. Koltai, M. Bar-Eyal, M. Mor, E. Sharon, I. Chet & Y. Spiegel, 2000. New strategies for the control of plant-parasitic nematodes. *Pest Manag. Sci.*, 56: 983-988.
- Orton Williams, K. J. & M. R. Siddiqi., 1973. *Radopholus similis*. C.I.H. Descriptions of Plant-parasitic Nematodes. Set 2, No. 27. Commonwealth Institute of Parasitology. C.A.B. International. 4 p.
- Peyronel, B., 1924. Prime recherche sulle micorrize endotrofiche e sulla micoflora radicolare normale delle fanerogame. *Riv. Biol.*, 6: 1.
- Pinochet, J., 1979. Comparison of four isolates of *Radopholus similis* from Central America on Valery bananas. *Nematropica*, 9 (1): 40-43.
- Pinochet, J. G. & R. H. Stover, 1980. Fungi in lesions caused by burrowing nematodes on bananas and their root and rhizome rotting potential. *Tropical Agriculture (Trinidad)*, 57: 227-232.
- Pinochet, J., C. Calvet, A. Camprubí & C. Fernández, 1996. Interactions between migratory endoparasitic nematodes and arbuscular mycorrhizal fungi in perennial crops: A review. *Plant and Soil*, 185: 183-190.

- Pinochet, J., C. Fernandez, M. C. Jaizme & P. Tenoury, 1997. Micropropagated banana infected with *Meloidogyne javanica* responds to *Glomus intraradices* and phosphorus. *HortScience*, 32: 101-103.
- Price, N. S., 1994. Field trial evaluation of nematode susceptibility within *Musa*. *Fundamental and Applied Nematology*, 17: 391-396.
- Price, N.S. & J. Bridge, 1995. *Pratylenchus goodeyi* (Nematoda: Pratylenchidae): a plant-parasitic nematode of the montane highlands of Africa. *Journal of African Zoology*, 109: 435-442.
- Quénéhervé, P., P. Cadet & T. Mateille, 1991. New approaches to chemical control of nematodes on bananas: field experiments in the Ivory Coast. *Revue Nématol.*, 14 (4): 543-549.
- Ravolanirina, F., B. Blal, S. Gianinazzi & V. Gianinazzi-Pearson. 1989. Mise au point d'une méthode rapide d'endomycorhization de vitroplants. *Fruits*, 44: 165-170.
- Rodriguez-Kabana, R., 1992. Cropping systems for the management of phytonematode. In: Gommers, F. J. & P. W. T. Maas. (eds.) *Nematology from molecule to ecosystems*. Wilderwink, The Netherlands, pp. 219-233.
- Rodriguez-Kabana, R., G. Morgan-Jones & I. Chet, 1987. Biological control of nematodes: soil amendments and microbial antagonists. *Plant and soil*, 100: 237-247.
- Roman, J., 1986. Plant parasitic nematodes that attack bananas and plantains. In : Union Carbide (eds.) *Plant parasitic nematodes of bananas, citrus, coffee, grapes and tobacco*. Caroline du Nord, USA, pp. 7-19.
- Sabatini, C., 1991. Etude de la sensibilité des bananiers à *Radopholus similis* (Cobb, 1913) (Nematoda Pratylenchidae). Contribution à la mise au point d'un test de criblage variétal et approche des réponses physiologiques de la plante aux attaques de ce nématode. Mémoire de DAA de l'Ecole Nationale Supérieure Féminine d'Agronomie. 39 pp.
- Sarah, J. L., 1989. Banana nematodes and their control in Africa. *Nematropica*, 19: 199-216.
- Sarah, J. L., 1995. Les nématodes phytoparasites, une composante de la fertilité du milieu. In : Pichot, J., N. Sibelet & J. J. Lacoëuilhe (eds.) *Fertilité du milieu et stratégies paysannes*, Montpellier, France, 13-17 novembre 1995. CIRAD, Montpellier, France, pp. 180-188.
- Sarah, J. L., 1999. Cultural practices as a way of nematode control in banana. In : Rosales, F. E., S. C. Tripon & J. Cerna (eds.) *Organic/environmentally friendly banana production. Proceeding of a workshop held at EARTH, Guacimo, Costa Rica, 27-29 July 1998*. INIBAP, Montpellier, France. pp. 132-144.
- Sarah, J.L., 2000. Burrowing nematode. In : Jones D. R. (eds.) *Diseases of Banana, Abacá and Enset*. CABI Publishing. London, UK. pp. 295-303.
- Sarah, J. L., A. Lassoudière & R. Guérout, 1983. La jachère nue et l'inondation du sol, deux méthodes intéressantes de lutte intégrée contre *Radopholus similis* dans les sols tourbeux de Côte d'Ivoire. *Fruits*, 38: 35-42.
- Sarah, J. L., F. Blavignac, C. Sabatini & M. Boisseau, 1992. Une méthode de laboratoire pour le criblage variétal des bananiers vis-à-vis de la résistance aux nématodes. *Fruits*, 47: 559-564.
- Sarah, J. L., J. Pinochet & J. Stanton, 1996. The burrowing nematode, *Radopholus similis* Cobb, 1913. *Musa Pest Fact Sheet No. 1*. INIBAP, Montpellier, France, 2 pp.
- Sayre, R. M., W. P. Wergin, T. Nishizawa & M. P. Starr, 1991. Light and electron microscopical study of a bacterial parasite from the cyst nematode, *Heterodera glycines*. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 58: 68-81.
- Schlicht, A., 1889. Beitrag zur Kenntniss de Verbreitung under der Bedeutung der Mykorrhizen. *Landwirtsch. Jahrb.*, 18: 499.

- Schubert, A., M. Mazzitelli, O. Ariusso & I. Eynard, 1990. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on micropropagated grapevines : Influence of endophyte strain, P fertilization and growth medium. *Vitis*, 29: 5-13.
- Shaner, G., E. L. Stromberg, G. H. Lacy, K. R. Barker & T. P. Pirone, 1992. Nomenclature and concepts of pathogenicity and virulence. *Annual Review of phytopathology*, 30: 47-66.
- Sher, S. A., 1968. Revision of the genus *Radopholus* Thorne, 1949 (Nematoda : Tylenchoidea). *Proceeding Helminthological Society Washington*, 35: 219-237
- Sikora, R. A. & F. Schonbeck, 1975. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhiza (*Endogone mosseae*) on the population dynamics of the root-knot nematodes (*Meloidogyne incognita* and *Meloidogyne hapla*). In : *Proc. 8th Int. Congr. Plant Protection, Moscow*. p. 158.
- Simmonds, N. W. & K. Shepherd, 1955. The taxonomy and origins of the cultivated bananas. *Journal of Linnean Society, London, Botany*, LV, 359: 302-312.
- Simmonds, N. W., 1966. Bananas, 512 p, Longman (eds.). London, UK.
- Smith, G. S., 1987. Interactions of nematodes with mycorrhizal fungi. In: Veech J. A. & D. W. Dickson (eds). *Vistas on nematology*. Society of Nematologists, Hyatsville, pp. 292-300.
- Speijer, P. R. & D. De Waele, 1997. Screening of *Musa* Germplasm for resistance and tolerance to nematodes. International Plant Genetic Resources Institute. INIBAP Technical Guidelines. 47p.
- Spiegel, Y., E. Cohn & I. Chet, 1989. Use of chitin for controlling *Heterodera avenae* and *Tylenchulus semipenetrans*. *J. Nematol.*, 21: 419-422.
- Stanton, J. M., 1994. Status of nematode and weevil borer affecting banana in Australia. In : Valamayar, R., R. G. Davide, J. M. Stanton, N. L. Treverrow & V. N. Roa (eds). *Banana nematode and Weevil borers in Asia and the Pacific*. Serdang Selagor, Malaysia, 18-22 avril 1994. INIBAP/ASPNET, Los Banos, pp. 48-56.
- Stirling, G. R., 1991. *Biological Control of Plant Parasitic Nematodes*. CABI Wallingford, Oxford, UK. 282 pp.
- Stoffelen, R., 2000. Early screening of *Eumusa* and *Australimusa* bananas against root-lesion and root-knot nematodes. Ph.D. Thesis, Katholieke Universiteit Leuven, Belgium.
- Stover, R. H., 1966. Fungi associated with nematode and non-nematode lesions on banana roots. *Canadian Journal of Botany*, 44: 1703-1710.
- Stover, R. H., 1972. *Banana Plantain and Abaca Diseases*. Kew: Commonwealth Mycological Institute, 319 p.
- Stover, R. H. & N. W. Simmonds, 1987. *Banana* (3rd ed.). John Wiley & Sons, Inc. New York. 468 p.
- Strullu, D. G., 1991. Les relations entre les plantes et les champignons. In : Strullu, D. G., J. Garbaye, R. Perrin & C., Plenchette (eds.). *Les mycorhizes des arbres et des plantes cultivées*. Lavoisier, Paris. 9-49 p.
- Sylvia, D. M., 1989. Nursery inoculation of sea oats with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and outplanting performance on Florida beaches. *J. Coastal Res.*, 5: 747-754.
- Taylor, G. S., 1968. *Introduction à la recherche sur les Nématodes phytoparasites*. Manuel édité par la FAO. 135 pp.
- Taylor, A. L., & W. Q. Loegering, 1953. Nematodes associated with root lesions in acaba. *Turrialba*, 3:8-13.
- Ternisien, E. & P. Melin, 1989. Etude des rotations culturales en bananeraies. *Fruits*, 44: 373-383.
- Tisdall, J. M., 1991. Fungal hyphae and structural stability of soil. *Aust. J. Soil Res.* 29: 729-743.

- Tommerup, I. C., 1992. The role of mycorrhiza in plant populations and communities-hypha-hypha interactions of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi and the consequences of population biology. *Mycorrhiza* 1: 123-126.
- Umesh, K. C., K. Krishnappa & D. J. Bagyaraj, 1988. Interaction of *Radopholus similis* with *Glomus fasciculatum* in banana. *J. Nematol.*, 21: 592-593.
- Valette, C., 1996. Etude de la variabilité des interactions bananier-nématode : Approche des facteurs de la résistance du bananier à *Radopholus similis*. Thèse de doctorat de l'Université Paris 6. 120 p.
- Valette, C., M. Nicole, J. L. Sarah, M. Boisseau, B. Boher, M. Fargette & J. P. Geiger, 1997. Ultrastructure and cytochemistry of interactions between banana and the nematode *Radopholus similis*. *Fundamental and Applied Nematology*, 20: 65 –77.
- Vestberg, M. & V. Estaun, 1994. Micropropagated plants, an opportunity to positively manage mycorrhizal activities. In: *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*. Birkhäuser, Basel. pp: 217-226.
- Vilardebo, A. & J. Robin, 1969. Nematicidal treatment of banana planting material. In: Peachey, J. E. (eds.) *Nematodes of Tropical Crops*. Commonwealth Agricultural Bureaux, St Albans, England, pp. 133-141.
- Walker, J. T., 1971. Populations of *Pratylenchus penetrans* relative to decomposing nitrogenous soil amendments. *J. Nematol.*, 3: 43-49.
- Wallace, H. R., 1963. *The biology of Plant Parasitic Nematodes*. Edward Arnold (Publishers) LTD. UK. 280 pp.
- Wehunt, E. J., D. J. Hutchinson & D. I. Edwards, 1978. Reaction of banana cultivars to the burrowing nematode (*Radopholus similis*). *Journal of Nematology*, 10: 368-370.
- Xaki, M. H., D. Moran & D. Harris, 1982. Pesticides in groundwater: the aldicarb story in Suffolk Country, NY. *Am. J. Public Health*, 72: 1391-1395.

Mise au point d'une procédure expérimentale *in situ* afin d'étudier les stades précoces d'interaction entre racines endomycorhizées et nématodes phytoparasites

Résumé

L'utilisation de souches de champignons mycorhiziens représente un moyen séduisant de lutte contre les nématodes parasites des bananiers. En effet, elles sont naturellement présentes en symbiose avec les racines (Iyer et al., 1988 ; Girija & Nair, 1988) et peuvent être inoculés lors de la micropropagation pour améliorer le développement des bananiers (Lin & Chang, 1987) et leur fournir une meilleure protection contre les agents pathogènes dont les nématodes (Jaizme-Vega, 1999).

Les études réalisées jusqu'à présent ont montré que la mycorhization procure une protection contre les nématodes lors d'interactions à long terme (Umesh et al., 1988 ; Jaizme-Vega et al., 1997 ; Pinochet et al., 1997 ; Jaizme-Vega & Pinochet, 1998). Le but de ces études était donc de déterminer la population finale de nématodes après que ceux-ci aient pénétré les racines et d'étudier son effet sur la plante hôte. Ainsi, différentes hypothèses concernant le développement, la compétition et la reproduction des nématodes dans des racines mycorhizées ont été proposée (Hussey & Roncadori, 1982 ; Smith, 1987). D'autres hypothèses ont été formulées concernant les stades plus précoces de l'interaction par ces mêmes auteurs. C'est à dire sur l'attraction/répulsion, reconnaissance et sur la pénétration des nématodes dans les racines. Le seul résultat dont nous disposons sur ces interactions précoces indique que les mycorhizes ne semble pas influencer l'attraction des nématodes (Sikora & Schönbeck, 1975). Ainsi, il était nécessaire de mieux cerner les mécanismes d'interaction. Pour cela, nous nous sommes restreints aux stades précoces de l'interaction.

*Pour cela, nous avons mis en place une procédure expérimentale d'observation *in situ* permettant de connaître la résultante de ces stades sur des racines mycorhizées et témoins. Cette procédure consiste à comparer le nombre de nématodes dans des racines mycorhizées (Myc) et témoins (Tem) après avoir inoculer des nématodes endoparasites migrateurs (*Radopholus similis*). Les racines sont placées dans des boîtes de Petri en comparaison directe (Myc/Tem) ou indirecte (Myc/Ø et Tem/Ø). Les racines sont excisées et nettoyées recouverte de sable de Fontainebleau humidifié. Les durées d'interaction étaient soit de 12, 24 ou 48h.*

Les résultats que nous avons obtenus par cette méthode indique qu'il n'y a pas d'effet de la mycorhization, de la colonisation mycorhizienne et de la durée d'interaction sur ces stades précoces de l'interaction. Cela pourrait être dû à la faible pénétration des nématodes dans les racines (environ 8% de l'inoculum de départ en moyenne), la faible colonisation mycorhizienne (faible aptitude à la formation de structure symbiotique pour nos exigences expérimentales) ou encore à d'autres facteurs inhérents à notre procédure expérimentale. Tous ces phénomènes seront discutés en détail ainsi que les moyens d'améliorer cette procédure.